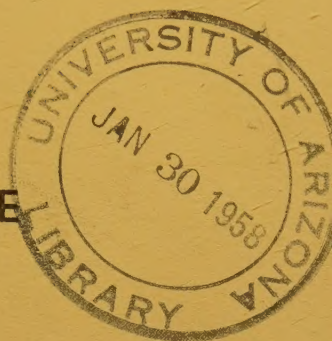


ARCHIVES
DE
L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction
du Professeur Ray. BOUILLENNE



SOMMAIRE

1. BOUILLENNE, R. — Nature chimique des substances de croissance et rhizogénèse.
2. BOUILLENNE, R. — Hormones végétales, organogénèse et sexualité.
3. BOUILLENNE, R. et FOUCARGE, M. — Quelques considérations sur l'application de la lumière froide dans la culture des tomates.
4. BOUILLENNE-WALRAND, M. — Influence des impuretés contenues dans les hormones de synthèse (qualité technique) sur la croissance des végétaux inférieurs.
5. BOUILLENNE-WALRAND, M. et SIRONVAL, C. — L'action du 2-4D sur la morphologie, l'anatomie et la descendance de *Gossypium herbaceum*.
6. SIRONVAL, C. — Mesure de l'activité de la chlorophyllase par chromatographie sur papier.
7. SIRONVAL, C. — A propos de la chromatographie sur papier de la chlorophylle et des caroténoïdes des feuilles.
8. BONNIER, Ch. et SIRONVAL, C. — Influence of day length on nodule formation in *Soja hispida* by a specific *Rhizobium* strain.
9. SIRONVAL, C. — Un essai de forçage d'hiver de quelques variétés de fraisières à gros fruits.
10. LEMAITRE, R. et SIRONVAL, C. — Nouvel essai de production de fraises en hiver dans les conditions de la pratique.

Les Éditions de
LEJEUNIA
Liège 1956

580.6
L71

11. CHEUVART, C. — Expériences sur le développement de *Cannabis sativa* L. (sexualité et pigments foliaires) à température constante et sous différents régimes de Photopériodisme.
12. BOUILLENNE, R., MOUREAU, J. et DEUSE, P. — Esquisse écologique des facies forestiers et marécageux des bords du lac Tumba.
13. BOUILLENNE, R. — Le rôle des « *Sphagnetalia* » dans la vie des tourbières des Hautes-Fagnes.
14. RAMAUT, J. — Modifications de pH apportées par la tourbe et le *Sphagnum* secs aux solutions salines et à l'eau bidistillée.
15. RAMAUT, J. — Extraction et purification de l'un des produits responsables de l'acidité des eaux des hautes tourbières et sécrété par *Sphagnum*.
16. RAMAUT, J. — Etude de l'origine de l'acidité naturelle des tourbières acides de la Baraque Michel.
17. FRITSCHÉ, E. — Quelques observations concernant la Biologie de *Colchicum autumnale* L.
18. BOUILLENNE-WALRAND, M. — Comment nourrir le monde ?
19. BOUILLENNE, R. — La botanique et les carrières coloniales.

CORRESPONDANCE ET ÉCHANGES

Pour tout ce qui concerne les ARCHIVES DE L'INSTITUT DE BOTANIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE, nous vous demandons de vouloir bien envoyer la correspondance à l'adresse suivante

M. le SECRÉTAIRE des ARCHIVES de
l'INSTITUT DE BOTANIQUE de l'UNI-
VERSITÉ de LIÈGE.

3. rue FUSCH, LIÈGE. (Belgique).

ARCHIVES

DE

L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction
du Professeur Ray. BOUILLENNE

SOMMAIRE

1. BOUILLENNE, R. — Nature chimique des substances de croissance et rhizogénèse.
2. BOUILLENNE, R. — Hormones végétales, organogénèse et sexualité.
3. BOUILLENNE, R. et FOUARGE, M. — Quelques considérations sur l'application de la lumière froide dans la culture des tomates.
4. BOUILLENNE-WALRAND, M. — Influence des impuretés contenues dans les hormones de synthèse (qualité technique) sur la croissance des végétaux inférieurs.
5. BOUILLENNE-WALRAND, M. et SIRONVAL, C. — L'action du 2-4D sur la morphologie, l'anatomie et la descendance de *Gossypium herbaceum*.
6. SIRONVAL, C. — Mesure de l'activité de la chlorophyllase par chromatographie sur papier.
7. SIRONVAL, C. — A propos de la chromatographie sur papier de la chlorophylle et des caroténoïdes des feuilles.
8. BONNIER, Ch. et SIRONVAL, C. — Influence of day length on nodule formation in *Soja hispida* by a specific Rhizobium strain.
9. SIRONVAL, C. — Un essai de forçage d'hiver de quelques variétés de fraisiers à gros fruits.
10. LEMAITRE, R. et SIRONVAL, C. — Nouvel essai de production de fraises en hiver dans les conditions de la pratique.

Les Éditions de
LEJEUNIA
Liège 1956

11. CHEUVART, C. — Expériences sur le développement de *Cannabis sativa* L. (sexualité et pigments foliaires) à température constante et sous différents régimes de Photopériodisme.
12. BOUILLENNE, R., MOUREAU, J. et DEUSE, P. — Esquisse écologique des facies forestiers et marécageux des bords du lac Tumba.
13. BOUILLENNE, R. — Le rôle des « *Sphagnetalia* » dans la vie des tourbières des Hautes-Fagnes.
14. RAMAUT, J. — Modifications de pH apportées par la tourbe et le *Sphagnum* secs aux solutions salines et à l'eau bidistillée.
15. RAMAUT, J. — Extraction et purification de l'un des produits responsables de l'acidité des eaux des hautes tourbières et sécrété par *Sphagnum*.
16. RAMAUT, J. — Etude de l'origine de l'acidité naturelle des tourbières acides de la Baraque Michel.
17. FRITSCHÉ, E. — Quelques observations concernant la Biologie de *Colchicum autumnale* L.
18. BOUILLENNE-WALRAND, M. — Comment nourrir le monde ?
19. BOUILLENNE, R. — La botanique et les carrières coloniales.

CORRESPONDANCE ET ÉCHANGES

Pour tout ce qui concerne les ARCHIVES DE L'INSTITUT DE BOTANIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE, nous vous demandons de vouloir bien envoyer la correspondance à l'adresse suivante

M. le SECRÉTAIRE des ARCHIVES de
l'INSTITUT DE BOTANIQUE de l'UNI-
VERSITÉ de LIÈGE.

3, rue FUSCH, LIÈGE. (Belgique).

SELCHIM

Sels et Produits Chimiques S. A.

412, Avenue Louise, BRUXELLES

Filiale de la Société SOLVAY et C^{ie} BELGIQUE

INSECTICIDES

SOLVEXANE, hexachlorocyclohexane en poudres, poudres mouillables, émulsions et solutions de toutes concentrations.

ISOGAM, isomère gamma pur de l'H. C. H, 99/100 % (LINDANE), en poudre ou en cristaux, en poudres mouillables, solutions et émulsions diverses à la concentration désirée.

ALDRIN, DIELDRIN, ENDRIN TECHNIQUES, poudres mouillables, solutions et émulsions diverses à la concentration désirée.

TOUTS INSECTICIDES SIMPLES OU COMPOSÉS : DDT, COTTON-DUSTS en toutes concentrations, PARATHION, MALATHION, etc.

TOUTES PRÉPARATIONS INSECTICIDES pour l'usage domestique, l'hygiène publique, l'agriculture et le traitement du bétail : poudres, liquides pastilles, capsules fumigènes, bombes aérosol, etc.

HERBICIDES

TOTAUX : pour poudrage ou pulvérisation à base de chlorate de soude.

SELECTIFS : 2-4-D, MCPA, Brushkillers, etc.

FONGICIDES

Oxychlorure de cuivre, soufre mouillable, TMTD, etc.

PRODUITS DIVERS

SOUDE CAUSTIQUE, paillettes ou cubes, en petits conditionnements.

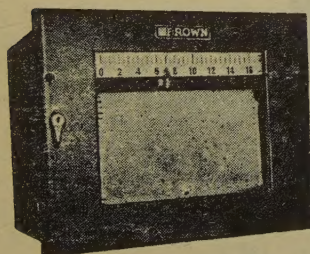
MOUILLANTS

ADHÉSIFS

DÉTACHANTS

DÉCAPANTS pour peinture, etc.

POTENTIOMÈTRES



Electronik

Appareils universels de précision
inégalée permettant d'effectuer
une très grande variété de mesu-
res et de réglages

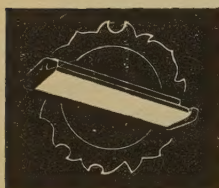
HONEYWELL S. A. 7, place des Martyrs, BRUXELLES

Voitures ANGLIA 6 CV
 PREFECT 6 CV
 CONSUL 9 CV
 ZEPHYR 12 CV

Camions FORD 1 à 9 tonnes

Etablissements des GROSSES BATTES

ANGLEUR Tél.: 65.01.90



Le «PHYTOREL» source de lumière artificielle pour la culture intensive.

Les **ACEC** en collaboration avec le "CENTRE DE RECHERCHES DES HORMONES VÉGÉTALES DE LIÈGE,, ont créé la lampe fluorescente LF 40 "PHYTOR,, ICR. H. LS.

L'éclairage fourni par cette lampe spéciale produit des effets remarquables sur les végétaux. Il accélère considérablement leur croissance et permet d'obtenir des plantes très vigoureuses en toute saison.

Le bureau d'application du matériel de l'OVED est à votre service.
ACEC - Division Vente Matériel Standard Service OVED - Charleroi.

**ATELIERS DE CONSTRUCTIONS
ELECTRIQUES DE CHARLEROI**



LEBRUN

Installations frigorifiques
et de conditionnement d'air

Atelier B. LEBRUN NIMY (Belgique)

Téléphone MONS 351.51

NATURE CHIMIQUE DES SUBSTANCES DE CROISSANCE ET RHIZOGÉNÈSE

PAR

R. BOUILLENNE

(Professeur à l'Université de Liège)

(I.R.S.I.A. Centre de Recherches des Hormones végétales. — Liège — Belgique)

L'étude des hormones végétales naturelles ou de synthèse s'est orientée dans ces derniers temps, pour une grande part, vers l'exploitation de leurs propriétés toxiques à certaines concentrations et vers leur utilisation comme herbicides sélectifs. Cependant, leur rôle biologique dans les plantes normales et leur participation aux phénomènes de croissance, de développement et de morphogenèse sont loin d'être élucidés.

Cette note relatara quelques considérations récentes sur la rhizogenèse. Les conditions biochimiques qui déterminent la néoformation de primordiaux radiculaires sur les hypocotyles de *Impatiens Balsamina* L., ont été étudiées dans nos laboratoires par nous-même et nos collaborateurs à partir de 1933.

A cette époque, l'apparition de nouvelles racines sur plantules et sur boutures avait été interprétée par BOUILLENNE et WENT comme résultant de l'action d'un complexe substantiel organogénétique que ces auteurs ont nommé *Rhizocaline* et dont ils ont, de part et d'autre, recherché la nature chimique.

R. BOUILLENNE (1933) a démontré que les sucres, considérés par beaucoup d'auteurs comme jouant un rôle essentiel, n'interviennent que comme facteurs limitants trophiques.

THIMANN et WENT (1934), à la suite de leurs travaux sur l'action des auxines sur les boutures, ont conclu que la rhizocaline n'était rien d'autre que les auxines, en l'occurrence l'acide β indol-acétique. BOUILLENNE, M. BOUILLENNE-WALRAND et leurs collaborateurs (1938) ne se sont pas ralliés à cette manière de voir parce que : 1^o l'action rhizogénique de l'acide indol-acétique est obtenue par des concentrations relativement fortes, non biologiques, au bord de la toxicité ; 2^o le nombre de racines sur boutures traitées est fortement diminué lorsque ces boutures sont maintenues à l'obscurité ou bien privées de feuilles et cela en présence de solutions sucrées (MOUREAU, 1941) ; 3^o les méristèmes de racines cultivés *in vitro* réagissent à une première application d'auxines en forte concentration, mais les méristèmes des radicules ainsi formées et mises à croître en milieu nutritif, ne réagissent plus à une nouvelle application d'auxines (DELARGE, 1941).

R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND ont montré que des plantules de *Impatiens Balsamina* L. cultivées à l'obscurité, dont on

ampute simultanément cotylédons et racines principales, présentent un hypocotyle qui, dans un milieu nutritif sucré, fait 14,1 racines et, dans ce même milieu additionné d'auxines en concentration réactionnelle, fait 32,4 racines, tandis que des plantules dont on a enlevé les cotylédons et auxquelles on a laissé, pendant six à huit jours à l'obscurité, les racines principales avant de les éliminer, ont subi une sorte d'inanition et les hypocotyles, qu'on obtient ainsi, constituent un "root-test" intéressant ; en effet, dans l'eau, ils ne manifestent pas de racines.

Lorsque ces root-tests standards sont placés dans un milieu nutritif sucré, ils produisent 15 racines ; dans le même milieu nutritif sucré additionné d'auxines, ils produisent également 15,5 racines.

On voit que les hypocotyles inanitiés préalablement ne répondent pas à l'action rhizogène de l'hétéro-auxine, bien qu'ils soient en milieu nutritif aseptique, et maintenus sains ; mais, qu'ils répondent par une augmentation de 18,3 racines lorsqu'ils contiennent encore les éléments substantiels que le processus d'inanition enlève. On peut dire que l'hétéro-auxine, trouvant dans les tissus des hypocotyles des éléments substantiels particuliers en voie de circulation, réagit avec ceux-ci et ne devient substance rhizogénique que dans ces conditions.

Il nous est apparu nécessaire de connaître la nature de ce complexe mobile qui, se combinant avec l'auxine, devient responsable d'un complément de 18,3 racines observé dans les hypocotyles non inanitiés de *Impatiens Balsamina*.

Ce complexe ne peut pas être assimilé à la Rhizocaline puisque, pour devenir rhizogénique, il doit être mis en présence d'auxine. L'auxine ne peut pas être assimilée à la rhizocaline, puisqu'elle est sans action en l'absence du complexe en question.

Ces deux éléments substantiels mobiles sont donc nécessairement associés dans la formation des 18,3 racines qui apparaissent en supplément sur les hypocotyles non inanitiés.

Cependant, il faut considérer que des racines se forment régulièrement sur les hypocotyles inanitiés avec ou sans apport d'auxines, pour autant que les tissus soient plongés dans une solution sucrée aseptique, enrichie de matériaux nutritifs. Comme nous l'avons dit, le nombre de racines est constant : 15 environ (pour des hypocotyles de 6 cm. de longueur). Il ne dépend pas des éléments substantiels et auxiniques circulant, venant des cotylédons vers les racines embryonnaires et qui, dans ce cas d'hypocotyles inanitiés, sont absents. Il peut être augmenté par morcellement des hypocotyles. Tous les fragments d'hypocotyles de 1 mm. d'épaisseur découpés dans n'importe quel niveau de cet organe sont capables de faire apparaître des racines. NOEL (1951) a montré avec beaucoup de soins la variation dans le potentiel rhizogénétique de chacune des régions hypocotylaires inanitiées et a conclu que le péricycle, à partir duquel les racines se forment sur les hypocotyles dans *Impatiens Balsamina*, porte en soi les conditions nécessaires et suffisantes pour faire apparaître de novo des racines, si les cellules sont sollicitées de se diviser, par exemple sous l'action du choc métabolique dû à la fragmentation.

Cet auteur a également évalué le nombre de cellules péricycliques impliquées dans le point de départ d'un primordium radiculaire : une plage d'environ 30 cellules de diamètre.

Ainsi donc, il est clair qu'une partie du nombre des racines néoformées sur un hypocotyle inanitié d'*Impatiens Balsamina* résulte de facteurs inamovibles fixés dans les cellules péricycliques, mais il est clair aussi que des racines nouvelles peuvent aussi apparaître en relation avec un complexe de substances mobiles dans lequel l'auxine joue un rôle, cas où l'on expérimente avec un "hypocotyle non inanitié" ou bien avec une bouture normale.

Le problème de la rhizogenèse se présente donc sous deux aspects : dans l'un, il est question de facteurs mobiles parmi lesquels l'auxine, et dans l'autre, de facteurs « non mobiles », puisqu'ils ne sont pas enlevés par l'inanition (sur lesquels l'auxine appliquée artificiellement en concentration adéquate ne réagit pas).

Afin d'élucider les divers points de cette apparente contradiction, des recherches ont été entreprises à Liège. Elles ont abouti aux résultats suivants :

1° En ce qui concerne le complexe mobile, SIRONVAL (1947), NOEL (1951) ont montré que circulent dans les hypocotyles, les tiges et les feuilles (de Fraisier, de *Impatiens Balsamina*) des corps organiques porteurs de radicaux diphénolés en position ortho. Ces corps sont nettement liés à la formation des racines, par le fait de leur localisation, en concentration favorable, au point de départ des primordiaux radiculaires.

On peut dès lors se demander si une combinaison est possible, dans les tissus, entre ces corps et les auxines ?

2° Si cette combinaison est fonctionnelle, elle ne se fait pas dans toutes les cellules puisque toutes les cellules ne sont pas susceptibles d'être le point de départ d'une racine. L'hypothèse est émise (BOUILLENNE et BOUILLENNE-WALRAND (1947-1949) que la combinaison ne peut se réaliser que dans certaines cellules : celles qui sont à l'origine des racines. Les anatomistes ont montré depuis longtemps que ce sont le plus souvent les péricycles, les cambium, etc...

3° Les cellules spéciales, qui sont à l'origine morphologique des racines et qui doivent être considérées comme ayant une vocation particulière à ce sujet, possèdent, selon nous, le facteur responsable de la combinaison des deux éléments mobiles de la rhizogenèse. Ce facteur biologique intérieur cellulaire ne peut être qu'un enzyme.

4° La présence d'un enzyme localisé dans certaines cellules seulement est donc postulée. Cet enzyme est du type des oxydases, étant donné tout ce que l'on connaît déjà sur les conditions externes de bonne aération qui favorisent la formation des racines et le rôle de l'oxygène dans la rhizogenèse (BOUILLENNE, 1933).

5° La recherche de l'enzyme a donné les indications suivantes :

Les auxines et les substances porteuses de radicaux diphénoliques en position ortho circulent, venant des cotylédons où elles existent en réserve, ou venant des feuilles où elles sont synthétisées à la lumière. Elles ne se combinent que dans les cellules qui possèdent un système

enzymatique spécifique pouvant toucher à la fois les diphénols et les auxines :

a) La présence d'un enzyme du type polyphénoloxydase a été qualitativement démontrée (R. BOUILLENNE, M. BOUILLENNE-WALRAND et J. LOMBA).

b) Diverses concentrations de tyrosine pure ont été ajoutées au milieu de culture des hypocotyles de *Impatiens Balsamina* et ont provoqué une augmentation des racines néoformées (R. BOUILLENNE, M. BOUILLENNE-WALRAND et DEHOUSSE).

Des recherches systématiques sont entreprises dans ce sens.

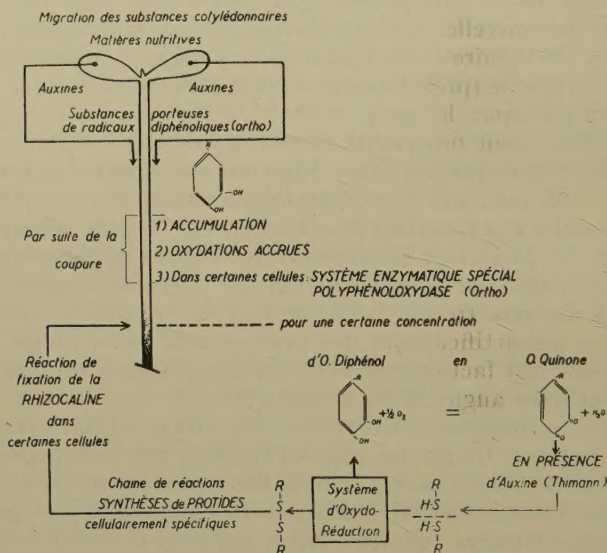


Schéma représentant le jeu des facteurs biochimiques impliqués dans la formation de la Rhizocaline d'où résulte la rhizogenèse.

En résumé, nous pensons que (voir schéma) la rhizocaline est le résultat de la combinaison d'un précurseur mobile (substance à radicaux diphénoliques en position ortho) avec l'auxine dans les cellules spéciales (Péricycle ou Cambium), en présence de polyphénoloxydases qui y sont localisées.

Le résultat de la combinaison provoque donc la fixation de la rhizocaline dans ces cellules par un processus d'oxydation que l'on pourrait schématiser comme suit :

les radicaux ortho diphénolés s'oxydant produiraient des orthoquinones qui, en présence d'auxines et dans le protoplasma, donneraient par un système d'oxydo-réduction, d'après THIMANN, une libération d'orthodiphénol et déclencherait une chaîne de réactions à partir de protides à groupe SH qui aboutirait à des synthèses de protides spécifiques dont la rhizocaline.

Cette réaction se ferait, d'une part, dans les péricycles au fur et à mesure que croissent les méristèmes de racines. Elle implique : 1° une localisation préalable de polyphénoloxydases dans les cellules des péricycles au moment de la différenciation des tissus des racines, et 2° une circulation du précurseur et des auxines.

Elle se ferait également au cours des phases de l'embryogenèse ; de sorte que l'hypocotyle peut, dès avant la germination, être équipé en rhizocaline. Dans ce dernier cas, les racines néoformées sur les hypocotyles "inanitiés", proviendraient de ce potentiel rhizogénique fixé, c'est-à-dire de la rhizocaline formée précédemment.

Cette réaction se ferait, d'autre part, au cours de la vie des plantes partout où de nouvelles cellules formées sont susceptibles de contenir l'enzyme ou d'en faire la synthèse et dans la mesure où elles disposent des éléments mobiles (précurseurs et auxines) que distribue la circulation.

Nous estimons que, le plus souvent, cette localisation a lieu dans les Cambium et que, au prorata de l'arrivée de précurseur et des auxines dans les cellules de ceux-ci, la rhizocaline se constitue, permettant, dans le cas d'une intensification des mitoses cellulaires, la formation de primordiaux radiculaires nouveaux.

Cependant, il peut se faire que, dans certaines cellules cambiales, la réaction rhizocalinique n'est pas terminée par suite de la déficience de l'un ou l'autre des trois facteurs envisagés. Dans ces conditions, un apport d'auxines artificiellement donné dans le milieu peut, dans le cas où les auxines sont facteurs limitants, amener la formation de rhizocaline et provoquer une augmentation de la rhizogenèse.

Pour terminer, nous précisons que l'étude biochimique des facteurs de la rhizogenèse nous conduit à distinguer plusieurs séries de faits :

1° Les phénomènes qui aboutissent à la néoformation de primordiums radiculaires sont différents de ceux qui déterminent l'allongement des racines ; le nombre de racines apparues met en évidence des facteurs d'organogenèse, la longueur de ces mêmes racines est liée à des facteurs de croissance ;

2° Les sucres jouent le rôle de facteurs limitants dans la rhizogenèse comme dans la croissance ;

3° Le moment où des racines apparaissent et le niveau où elles se forment résultent de conditions en relation avec des facteurs qui déclenchent la reprise des mitoses cellulaires ou l'accélération de celles-ci ; mais ces facteurs sont indépendants de ceux qui conduisent à la différenciation des cellules en primordiums radiculaires ;

4° Les facteurs rhizogéniques proprement dits comportent au moins trois éléments substantiels :

a) un précurseur mobile, synthétisé dans les feuilles à la lumière ou mis en réserve (dans les cotylédons...). Nous avons montré que ce précurseur est constitué de substances porteuses de radicaux diphénolés en position ortho ;

b) des auxines, synthétisées dans les feuilles à la lumière ou mises en

réserve (dans les cotylédons...) et circulant en concentration biologique ;

c) un système enzymatique oxydasique, du type des polyphénol-oxydases ainsi que nous l'avons déterminé ; il réalise une combinaison entre le précurseur et les auxines ;

5° Le résultat de cette combinaison entre les trois éléments substantiels déterminés est la *Rhizocaline* ;

6° La *Rhizocaline* est formée lorsque ces trois éléments se trouvent réunis dans certaines cellules (Péricycle, Cambium...) ; précisément les cellules qui contiennent « préalablement » les enzymes polyphénoloxydasiques ;

7° La localisation des enzymes intéressés dans la réaction est un phénomène de répartition de substances se produisant dans les méristèmes, dans les embryons au cours des phases de l'embryogenèse ou encore dans les cellules de Cambium au fur et à mesure de leurs divisions.

Hormones végétales, organogenèse et sexualité,

par Raymond BOUILLENNE,
Membre de la Classe.

Mesdames, Messieurs,

Le titre de cette lecture « Hormones végétales, organogenèse et sexualité » évoque un des chapitres les plus actuels de la Physiologie végétale. Nous avons choisi de faire un exposé dans ce domaine sans doute parce que l'étude des phénomènes de croissance et de développement chez les plantes supérieures nous préoccupe depuis plusieurs années et qu'elle est intéressante au point de vue des Sciences pures, mais aussi parce qu'elle est liée à la solution de problèmes importants qui touchent à l'économie mondiale : celui qui sait les conditions exigées par les plantes pour grandir, fleurir et porter des fruits, peut seul encore, à l'heure actuelle, espérer améliorer les rendements acquis par la sélection.

Évidemment, les rendements dépendent des éléments du milieu extérieur, de la fertilité du sol, mais ils dépendent en outre, et fondamentalement pour chaque espèce, de systèmes fonctionnels internes que les hormones contrôlent en partie.

L'existence d'hormones chez les végétaux a été postulée par SACHS en 1882. Selon lui, des substances chimiques pouvaient déterminer la formation des organes : racines, tiges, feuilles, fleurs. C'était une théorie extraordinaire pour l'époque. Il paraissait impensable que de telles substances, circulant dans le végétal, fussent à la base des différenciations morphologiques.

Et pourtant à cette même époque, en 1880-89, F. DARWIN entreprit l'étude expérimentale des courbures héliotropiques. Cette étude poursuivie plus tard par Boysen-Jensen, Fitting

Stark, Paal, Söding, devait être à l'origine de la découverte, 40 ans plus tard par F. Went, Kögl, et Haagen-Smit, des premières hormones végétales connues, les auxines α et β et l'hétérauxine.

Ces trois auxines et principalement l'une d'elles, l'hétérauxine, la dernière à être isolée, se sont révélées comme étant physiologiquement polyvalentes :

1) à doses faibles de l'ordre du γ par Kg, concentrations que l'on rencontre habituellement dans les végétaux, elles sont les régulateurs spécifiques d'un aspect, typiquement végétal, de la croissance : l'élongation cellulaire ;

2) à des concentrations plus élevées et extra-biologiques, de l'ordre du mgr par Kg (1 à 500 mgr.), elles agissent comme facteurs (non spécifiques) dans le jeu des mitoses cellulaires, par l'intensification des phénomènes métaboliques ;

3) à concentrations plus fortes encore, elles sont toxiques ; inhibent les deux phénomènes précédents et amènent la mort du végétal.

Aujourd'hui, le rôle des auxines n'est plus contesté.

Les travaux des chercheurs portent sur la nature et le mode d'action d'autres hormones, qui paraissent liées aux phénomènes de morphogénèse : la formation des racines, la formation des tiges, la formation des fleurs.

LA RHIZOGENÈSE.

Il y a 100 ans, les racines sollicitaient les botanistes à propos de leur structure. Certes, on s'intéressait aux conditions de milieu qui favorisaient leur apparition (c'est important dans les questions de bouturage), mais il ne venait à l'esprit de personne, en dehors de SACHS, que des facteurs physiologiques et biochimiques internes pussent intervenir. En somme, on trouvait normal, nécessaire et évident qu'une plante possédât d'elle-même, par une sorte d'autorégulation, la propriété de faire des racines. Sachs et d'autres chercheurs s'étaient heurtés à ces conceptions. La découverte des auxines a changé l'atmosphère et a ouvert la voie.

En 1933, paraît le mémoire de R. Bouillenne et F. Went sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures. Dans ce mémoire, les auteurs, chacun sur un matériel différent et avec des techniques propres, mettent en évidence, dans le déclenchement de la rhizogenèse, l'intervention d'une hormone, mobile, thermostable. Ils l'appellent Rhizocaline.

La Rhizocaline est synthétisée dans les feuilles à la lumière, emmagasinée dans les graines ou les bourgeons ; elle est responsable de la différenciation des cellules méristématiques en structure de racines. Elle est indépendante des facteurs de croissance et des éléments nutritifs. Son efficacité est exaltée par une augmentation de la tension en oxygène ; elle commande le nombre de racines et non leur allongement.

Cette publication est le point de départ de nombreux débats et de nombreux travaux modernes.

En cherchant à isoler la Rhizocaline, Went et Thimann ont la surprise de trouver dans leurs extraits une grande quantité d'hétéroauxine. Cette hétéroauxine n'est rien d'autre que l'acide β indolacétique, substance connue depuis 1885, quand elle fut isolée par Salkowski à partir de l'urine humaine et synthétisée en 1925 par Majima et Hoshino, mais dont on ignorait qu'elle provînt de synthèses végétales et qu'elle fût un facteur naturel de croissance.

L'application aux boutures de cette substance extraite ou synthétisée est pleine de succès. Les effets étonnants obtenus font croire entre 1934 et 1940 que les auxines, hormones de croissance, peuvent être considérées également comme les facteurs spécifiques de la formation des racines, et on est amené à les identifier à la rhizocaline postulée en 1933.

La question de savoir si la Rhizocaline est ou n'est pas l'auxine est discutée au Congrès international de Botanique, en 1935, à Amsterdam. En vérité, cette discussion résulte de ce que dans l'esprit de certains, deux problèmes différents sont confondus. En effet, l'examen des causes de la néoformation d'un organe montre qu'il faut distinguer : d'une part, le réveil et l'entretien des activités mitotiques ; d'autre part, l'orientation de la différenciation des nouvelles cellules formées en telle ou telle structure.

C'est en 1937 que la distinction entre les deux processus :

activité mitotique et différenciation, est clairement exposée au Symposium sur les Phytohormones organisé à Paris par l'Institut International de Coopération Intellectuelle : « l'intensité de l'activité mitotique peut être contrôlée par les auxines, mais la différenciation en racines dépend d'autres facteurs » (R. Bouillenne).

Toute une série de faits le prouvent : dans les plantules, il se forme des racines en l'absence d'auxines dosables ; de même sur boutures, les auxines ne sont rhizogéniques qu'à des concentrations très fortes où elles sont mitotiquement actives et leur application est sans effet si les boutures, nourries artificiellement, sont privées de feuilles ou sont maintenues à l'obscurité. Il leur manque les facteurs rhizogènes spéciaux (J. Moureau).

Enfin, des expériences avec des racines isolées, *in vitro*, révèlent le fait suivant : après une première application d'auxines qui augmentent le nombre de racines latérales, une seconde application est inefficace. C'est que la première application a épuisé un facteur spécifique, nécessaire à la différenciation des racines latérales (L. Delarge).

Plusieurs laboratoires étrangers ont confirmé que les auxines sont actives seulement en présence de complexes substantiels qu'elles révèlent ou qu'elles déplacent. Ces complexes peuvent être éliminés expérimentalement, par exemple par des processus d'inanition ; ils sont donc mobiles, et quand ils sont absents, l'action apparemment rhizogène des auxines cesse.

C'est ce qu'a montré une expérience particulièrement intéressante réalisée par Mad. M. Bouillenne : si des boutures d'hypocotyles d'*Impatiens Balsamina* L., préalablement inanitiées, sont cultivées en milieu nutritif, elles ne produisent pas, sous l'effet d'une application d'auxines, de racines supplémentaires par rapport aux témoins ; mais le nombre de racines augmente nettement dans les mêmes conditions sur les boutures non inanitiées de la même espèce. Il est clair que la néoformation résulte de l'interaction des auxines et de quelques chose qui, mobile, disparaît par inanition.

Went lui même en 1938 formule le même point de vue en écrivant : « Auxin plus Rhizocalin = Roots. No Rhizocalin, no Roots », faisant intervenir les auxines seulement dans ce qu'il appelle une « preparatory reaction ».

Comme on le voit, la démonstration expérimentale que Rhizocaline et Auxine ne sont pas choses identiques prend plusieurs années. En 1938, on se retrouve comme en 1933, devant la question : quel est le facteur mobile, responsable de la différenciation racinaire, sans la présence duquel les auxines sont inopérantes ?

* * *

Cependant, entre-temps, le problème s'est précisé ; les faits expérimentaux que nous venons de rappeler montrent que des boutures inanitiées, dépourvues du facteur mobile, traitées ou non par les auxines, sont tout de même capables de faire un certain nombre de racines qui reste constant, toutes conditions égales. Ces potentialités radiculaires sont insensibles à l'action des auxines, qui ne peuvent ni les augmenter ni les déplacer ; elles sont fixées.

Une telle constatation concorde avec les données fort anciennes apportées par les Anatomistes, selon lesquelles les racines se forment en général à partir de tissus déterminés. Ces tissus semblent avoir reçu, par les activités du méristème qui les a construits, les propriétés qui les prédisposent à cette évolution histologique. Il y a donc lieu de rechercher quels sont les matériaux inclus dans les tissus en voie de division et à partir desquels les racines se forment. L'existence de ces matériaux est mise en évidence à tous les niveaux d'un hypocotyle inanitié de Balsamine. Il suffit de provoquer le réveil des mitoses à ces niveaux soit par une action appropriée, appliquée localement, soit par segmentation. R. Noël est arrivé à faire apparaître le nombre maximum possible de racines en découpant les hypocotyles en segments atteignant presque 1 mm. d'épaisseur et en les cultivant avec la technique des cultures de tissus *in vitro*. Il conclut que pour l'initiation d'une racine, il faut une plage d'au moins 15 cellules de péricyle en diamètre.

Dès lors, il est indispensable d'élucider non seulement la nature des complexes mobiles réagissant avec les auxines, mais aussi celle des facteurs fixés existant dans certains tissus, et qu'on ne peut éliminer par inanition ou mobiliser par les auxines.

* * *

Quelle est la nature du facteur mobile ?

Elle est encore inconnue, mais nous savons que chez plusieurs plantes, des substances, porteuses de radicaux diphénoliques en position ortho, s'accumulent régulièrement aux niveaux où vont apparaître des méristèmes radiculaires néoformés. Ces substances ont leur origine dans les tissus cotylédonnaires et dans la tête glanduleuse de poils épidermiques couvrant les feuilles très jeunes (C. Sironval).

Quelle est la nature du facteur fixé ?

On peut proposer que les cellules aptes à former des racines contiennent un système enzymatique qui leur est propre. Ce système doit être partiellement oxydasique, car les racines se forment en présence d'oxygène. R. Bouillenne a montré qu'une tension d'oxygène accrue active la néoformation de ces organes.

La présence de ce système permet la fixation et la localisation, dans ces cellules, des éléments mobiles, dont nous venons de parler.

On pourrait, par exemple, imaginer que la réaction rhizogénique nécessite un précurseur mobile contenant des radicaux orthodiphénoliques, une auxine et un enzyme de type oxydasique localisé par avance dans certaines cellules. Le résultat de la réaction serait le complexe Rhizocaline fixé cellulièrement. Cette fixation et cette localisation peuvent avoir lieu au cours de l'embryogenèse ou de la différenciation méristématique des racines.

Des expériences réalisées en collaboration avec Madame Bouillenne-Walbrand et J. Abad Manrique, Professeur à Madrid, ont montré que les parties de tiges non présentes dans l'embryon au moment de la germination et qui se forment dans l'obscurité, en l'absence de cotylédons, ne font jamais de racines, même en présence d'auxines. Ces tissus nouveaux, dans un milieu nutritif, apparaissent de croissance normale, mais sont dépourvus de l'un ou l'autre des trois éléments nécessaires à la synthèse embryonnaire de la Rhizocaline et à la localisation de celle-ci.

Et généralisant, on peut dire : toute cellule nouvelle peut participer au départ d'une racine si elle contient l'enzyme et reçoit les facteurs mobiles nécessaires à la synthèse de la rhizocaline.

Selon nous, celle-ci est un complexe protidique formé à la suite des réactions d'oxydation des orthodiphénols vers les quinones, et d'une combinaison avec les auxines.

A ce sujet, on peut rapprocher de notre hypothèse un travail de D. S. Van Fliet, en 1954, qui vient de mettre en évidence, dans les racines de Rhubarbe, la présence de deux états de l'antraquinone : oxydé dans les rayons du Bois et du Liber en voie de différenciation et réduit dans les cellules cambiales donnant naissance aux rayons.

Notre hypothèse de travail prend corps :

1) si l'on songe qu'une localisation d'enzyme a été mise clairement en évidence dans divers cas. Il est agréable de rappeler celui démontré par A. Willam à Liège, à propos de la synthèse du saccharose dans les feuilles de Betterave. Cette synthèse à partir des sucres dextrose et levulose, se fait au niveau des tubes vasculaires libériens contenant seuls l'arsenal enzymatique approprié. Cette démonstration est aujourd'hui acceptée internationalement ;

2) si l'on se rappelle que les recherches admirables conduites par des Embryologistes éminents ont décrit l'évolution des substances dans les œufs de grenouilles. Cette évolution aboutit à des localisations germinales précises. On est autorisé à transposer les principes de ces faits dans les tissus végétaux ; il n'y a pas de difficulté à admettre qu'au cours de l'histogenèse, certains enzymes soient distribués seulement dans des zones tissulaires particulières comme le péricycle ou le procambium. L'identification et la localisation des complexes enzymatiques en jeu font l'objet de recherches actuelles dans notre laboratoire.

Ainsi donc, nous avons montré qu'il existe des substances à radicaux orthodiphénoliques non spécifiques et mobiles, de type inducteur, agissant à distance sur tissus encore indifférenciés. Ceux-ci réagissent selon leurs potentialités propres, à condition d'être amenés à être réceptifs — ou si l'on veut compétents. Ces phénomènes sont réalisés par l'intermédiaire des auxines, et grâce à des enzymes oxydasiques dont nous avons commencé l'étude.

LA CAULOGÉNÈSE.

L'étude physiologique et biochimique de la formation des bourgeons est beaucoup moins avancée que celle des racines car ceux-ci ont été plus spécialement examinés dans le cadre des phénomènes de corrélation et de polarité. Cependant, quelques indications apparaissent dans la littérature qui montrent que la néoformation des bourgeons est sous la dépendance des auxines, qu'elle est accompagnée par un métabolisme à caractère anaéro-bique ainsi que l'a montré Prevot en 1937, et qu'elle est commandée par des substances comme l'adénine ainsi que Skoog l'a publié en 1954.

Une hypothèse analogue à celle de la rhizocaline a été formulée par F. Went, qui a proposé l'existence de caulocaline et de phyllocaline. Mais les faits, jusqu'à présent, sont peu convaincants et nous ne nous engagerons pas aujourd'hui dans ce domaine ; nous attirerons plutôt l'attention sur des phénomènes de morphogénèse relatifs au passage de l'état végétatif à l'état sexué qui aboutit, dans les tiges, à l'initiation des fleurs.

La structure des bourgeons et l'histologie des méristèmes des tiges ont été fort bien étudiées sur un grand nombre de plantes. On pourrait schématiser les dispositions cellulaires méristématiques de la manière suivante :

Le dôme du méristème est recouvert par deux assises de cellules constituant les deux « Tuniques » ; ces cellules se divisent de manière anticline et augmentent le diamètre du méristème lui-même ; elles sont surtout actives dans les zones périphériques, à partir desquelles les feuilles prennent naissance suivant un ordre commandé par la phyllotaxie.

Dans la partie centrale du bombement méristématique, les divisions sont rares — tant dans les tuniques que dans les grandes cellules sous-jacentes du « Corps » du méristème. Ce régime lent y est maintenu pendant toute la durée de la vie végétative.

Des modifications se produisent brusquement dans les grandes cellules axiales lorsque la tige devient sexuée, c'est-à-dire au moment de la formation des primordium floraux.

A ce moment, elles entrent en activité mitotique intense.

Une sorte de nouveau méristème se dégage et différencie les appareils floraux.

Ainsi donc le méristème de la tige végétative passe brusquement, par le réveil du « Corps », à un état sexué.

L'ANTHOGENÈSE.

Quels sont les facteurs qui provoquent les changements dont nous venons de parler dans la morphogenèse des tiges et qui correspondent à la sexualisation de celles-ci ?

Selon nous, il faut distinguer deux types de facteurs : D'abord, ceux qui intéressent les différents stades par lesquels passent les méristèmes, au cours de la croissance du végétal. Ensuite, ceux qui concernent les conditions très particulières du milieu extérieur reconnues comme jouant un rôle dans la sexualisation de la plante.

I

Les modifications morphologiques selon les niveaux d'une tige ont été aperçues très anciennement et si l'on peut faire remonter à Goethe la première intuition du phénomène, on trouve au sein de notre Académie, le nom de A. Gravis qui l'a établi anatomiquement avec une précision très remarquable. De plus, on constate d'une manière générale, que les feuilles successives présentent des variations systémiques de forme depuis les cotylédons jusqu'aux bractées, au niveau de la floraison. Ces modifications sont en rapport, disions-nous en 1928, avec les changements de l'état des méristèmes au moment de l'initiation de chaque feuille ; ou bien aussi, dans le cas particulier du Palmier *Iriarteia exorrhiza*, au moment de la formation des grosses racines-échasses étagées sur la partie inférieure de la tige. De tels faits ont été aperçus également par Krenke en 1930, mais cet auteur n'a pas été frappé par les coïncidences entre les structures des organes étagés et l'évolution du méristème qui les a successivement formées.

En réalité, il est clair aujourd'hui que le méristème change progressivement et que les aspects morphologiques des organes qui en proviennent sont les révélateurs des étapes biochimiques

que le méristème subit. C. Sironval, étudiant le Fraisier des 4 saisons, a noté que sur les plantes croissant à partir de semis, des feuilles successives présentent des dents de plus en plus nombreuses et que l'apparition d'une feuille de plus de 50 dents coïncide toujours avec la préparation de la floraison.

En d'autres termes, jamais il ne se forme de hampe florale et de fleurs sur des plantes dont les feuilles n'ont pas atteint la formule dentaire de 50 dents qui est chez cette plante l'expression de l'arrivée à l'état de maturité sexuelle.

II

La révélation du rôle de certains facteurs *externes* sur le déclenchement de la floraison est due, vers 1900, aux travaux de Klebs, dans lesquels l'eau, la lumière, la teneur en azote du sol sont expérimentés de manière plutôt qualitative. Une indication très originale et beaucoup plus précise a été publiée en 1914 par Tournois à Paris, qui a montré que la précocité de la floraison du Chanvre, constatée dans les semis de février, est due à la brièveté des jours de cette période de l'année. L'auteur met l'accent sur l'existence d'une réaction du Chanvre à la longueur du jour. C'est là une découverte fondamentale, dont il convient d'honorer la mémoire de Tournois, décédé prématurément à la guerre de 1914-18.

Plus tard, en 1920-1922, aux États-Unis, Garner et Allard retrouvent le phénomène et le généralisent à de nombreuses espèces parmi lesquelles il en est qui fleurissent en jours courts, comme le Chanvre, mais d'autres en jours longs, comme le Fraisier des 4 saisons, tandis que d'autres restent indifférentes. Un chapitre nouveau de la Physiologie végétale est ouvert : celui du Photopériodisme.

Peu à peu, on découvre que l'activité photopériodique des feuilles détermine la circulation d'un complexe substanciel qui peut passer à travers les tissus d'une greffe bien soudée ; Hamner et Bonner, en 1937, l'ont montré. Ce complexe mobile et inconnu est arrêté par une goutte de liquide aqueux. Son efficacité est telle qu'une plante de jours courts réussit à faire des fleurs en jours longs, pour peu qu'une de ses branches ou même une seule

feuille soit laissée en jours courts. Melchers, Lang et d'autres sont même arrivés à montrer, sur le Tabac, que si l'on greffe un rameau d'une espèce de jours courts sur une espèce de jours longs et si la culture a lieu en jours courts, la floraison se produit tant sur le greffon que sur le porte-greffe.

L'ensemble de ces observations et leur reproductibilité conduisent Caylachyan, en 1936, dans son ouvrage « La théorie hormonale du développement » à postuler l'existence d'une hormone florigène comme l'avait fait Sachs, 50 ans auparavant dans une expérience restée célèbre sur *Begonia Rex*.

Dès lors, beaucoup de chercheurs s'orientent vers l'extraction et la purification de cette hormone supposée et vers la recherche des conditions dans lesquelles les feuilles en font la synthèse en photopériode favorable.

Malheureusement, les problèmes biologiques ne sont pas aussi simples ; d'une part, jusqu'à tout récemment, on n'avait pu extraire un complexe substantiel qui fût actif sur la floraison et, d'autre part, certains résultats contradictoires ont fait dévier l'opinion des chercheurs. Aussi, l'hypothèse de l'action directe d'une hormone florigène fut-elle combattue sévèrement et certains prétendent qu'au fond, tout se passe comme s'il existait un antiflorigène fondamental, maintenant l'état végétatif, inhibant la floraison, et permettant celle-ci uniquement lorsqu'il est neutralisé. (C'est la théorie antiflorigène de Lona que rejoint encore Wellensieck en 1954).

Nous hésitons à suivre les interprétations qui postulent, à l'avance, des actions inhibitrices. Nous préférons, personnellement, commencer par examiner l'éventualité d'actions positives et considérer que, si une plante fleurit, c'est que l'hormone florigène est présente, tandis que si elle ne fleurit pas, c'est qu'elle est absente. Cette position de la question n'est évidemment possible qu'au cas où l'on découvre des indications suffisantes de l'existence de substances actives.

Récemment, quelques auteurs ont étudié le chimisme des feuilles placées en diverses photopériodes. Par exemple, Murneek s'est attaché à l'évolution des sucres, Galston à celle des auxines ; mais les travaux de Parker, Borthwick et Hendrickx nous ont engagé à considérer les variations du contenu en pigments chlo-

rophylliens en rapport avec le photopériodisme. Ces auteurs indiquent en effet qu'un ou des pigments, proches parents de la chlorophylle, prennent part à des complexes fonctionnels sensibles à l'alternance des jours et des nuits.

En réalisant des cultures expérimentales dans le Phytotron de l'I. R. S. I. A. à Liège, dans lequel toutes les conditions de milieu, sauf la durée d'éclairement, sont maintenues rigoureusement constantes, C. Sironval a constaté que la teneur en pigments chlorophylliens est très sensible à la longueur des jours. De plus, un certain nombre de faits importants sont établis avec précision concernant les rapports entre la durée des jours, le métabolisme des pigments foliaires et la floraison.

D'abord, il y a toujours plus de chlorophylle dans les feuilles en jours courts pour les plantes de jours courts, de même en jours longs pour les plantes de longs jours et cela pendant la majeure partie de la vie du végétal. Le rapport chlorophylle a / sur chlorophylle b est toujours plus bas dans la photopériode appropriée à la floraison..., et l'abaissement de ce rapport a/b est surtout manifeste au moment de la Préfloraison.

A ce moment, d'autres changements se produisent :

La teneur en pigments totaux diminue dans les feuilles adultes, ce qui signifie que, à ce moment, l'hydrolyse des chlorophylles prend le pas sur la synthèse de celles-ci. Dans ce phénomène, la chlorophylle a est principalement touchée. Simultanément, des gouttelettes d'huile apparaissent en quantité notable dans les cellules palissadiques des parenchymes foliaires (C. Sironval).

Pour la première fois, un complexe substanciel est repéré en coïncidence avec le déclenchement des primordium floraux. Histochimiquement, il présente les caractéristiques des lipides ; les méthodes d'extraction de ceux-ci ont donc pu leur être appliquées directement. Une huile insaponifiable a été isolée.

Cette huile est-elle un facteur de sexualisation ? A la suite de quelles réactions métaboliques se forme-t-elle en longs jours pour les plantes de longs jours et en jours courts pour les plantes de jours courts ?

Nous répondons ceci : d'une part, l'extrait brut de cette huile,

étalé au pinceau sur des feuilles de plantes placées dans des conditions photopériodiques telles qu'elles ne peuvent arriver à fleurir et telles que les contrôles qui y sont maintenus ne fleuriront jamais, ne provoque pas l'apparition de fleurs ; mais, d'autre part, si l'extrait est appliqué sur des plants de Fraisier dans certaines conditions, il amène la mise à fleur d'un méristème déterminé qui ne fleurirait pas, sans cette application.

On peut raisonnablement conclure qu'un facteur de maturation sexuelle existe dans le complexe huileux, mais aussi que certaines conditions sont nécessaires pour que ce facteur puisse s'introduire dans le processus de la différenciation des méristèmes, de l'état végétatif vers l'état de maturation.

On voit ici l'analogie curieuse entre les phénomènes de la rhizogenèse et ceux de la formation des fleurs. Dans les deux cas, les produits mobiles actifs ne réalisent leur fonction que dans la mesure où ils trouvent des cellules prêtes à la réponse. C'est, à notre avis, une des caractéristiques générales des hormones, comme l'ont publié Bayliss et Starling en 1905 et comme nous l'avons nous-mêmes écrit, pour les végétaux, en 1937 et 1939 : leur action ne s'exerce que sur des organes ou des tissus précis, physiologiquement réceptifs.

Ainsi donc, le complexe huileux révèle son efficacité à condition que les méristèmes aient atteint un stade déterminé d'évolution.

Les méthodes de chromatographie sur papier et d'analyse spectrophotométrique ont décelé la présence, dans ce complexe, de vitamine E et de vitamine K. Une expérience contrôle a été soigneusement montée dans le Phytotron par Sironval : des plants de Fraisier ont été mis à fleurs par une vaporisation de vitamine E ; chez Begonia, le nombre de fleurs femelles a été augmenté dans des proportions de 15 %. Il en résulte que le rôle des composants vitaminiques de l'huile, dans la sexualisation des méristèmes des espèces étudiées, les place dans le cadre des hormones sexuelles véritables ; il rapproche singulièrement à ce sujet les plantes des animaux puisque la Vitamine E est considérée comme sexualisante chez les animaux.

Le dernier point que nous voudrions aborder est celui qui

concerne la formation du complexe florigène dans les cellules chlorophylliennes des feuilles.

Avant la découverte de l'extrait huileux et de l'activité de la vitamine E, les auteurs buttaient au départ sur une sorte de contradiction dans les faits. Il n'était pas possible d'interpréter l'action des diverses durées d'éclairement par un mécanisme unique et cohérent qui aurait dû se présenter, à la fois pour certaines espèces en jours longs, pour d'autres en jours courts, et pour d'autres encore, dans n'importe quelle durée de jours.

Les auteurs qui ont expérimenté le problème ont imaginé des schémas réactionnels compliqués, faisant intervenir des substances hypothétiques A, B, et C, entrant en réaction les unes avec les autres pour donner le florigène, ou même, l'antiflorigène. Mais ces schémas n'ont aucune approche biochimique.

Maintenant, nous savons que, partout, le passage de l'état végétatif à l'état sexué correspond à l'installation d'une prédominance relative de l'hydrolyse de la chlorophylle sur la synthèse de celle-ci. Dans ces conditions, on constate une activité hydrolytique accrue de la chlorophyllase. L'organisme dispose d'un surplus considérable des produits de l'hydrolyse de la chlorophylle, notamment des molécules de Phytol libérées d'où dérivent les divers corps qui ont été isolés chromatographiquement, parmi lesquels les vitamines E. et K.

Nous savons enfin que la plante ressent la durée des jours par l'intermédiaire du métabolisme des pigments chlorophylliens et que la floraison, selon les espèces, se fait en jours courts ou en jours longs, mais en tous cas uniquement lorsque l'hydrolyse des chlorophylles permet la production d'une quantité suffisante de Vitamine E à partir du Phytol libéré.

Deux problèmes importants à résoudre constituent une prochaine étape :

Pourquoi l'hydrolyse de la chlorophylle augmente-t-elle à un moment donné ? En quoi consiste l'évolution ontogénique du méristème qui le rend apte à réagir avec l'hormone florigène ?

Mesdames, Messieurs,

Nous voici au terme de cet exposé dont la durée a dépassé les normes des réactions en jours courts de décembre.

Nous espérons avoir apporté la certitude qu'il existe des hormones chez les plantes et que les phénomènes de différenciation sont extrêmement complexes.

A l'heure actuelle, on soulève à peine le voile qui cèle à nos yeux les réactions intimes dirigeant la différenciation des organes végétaux ; mais, cependant, il est possible d'apercevoir déjà le rôle de substances qui sont synthétisées dans les feuilles et qui sont chimiquement connues ; elles circulent et viennent déterminer dans d'autres tissus l'orientation des structures, à condition que ces tissus, par une évolution encore mal élucidée mais certaine, soient préparés à les recevoir, c'est-à-dire soient « compétents ».

Enfin, nous n'aurions pas rempli notre tâche si nous ne vous avions, de plus, convaincu que la tenacité, l'enthousiasme et l'esprit d'équipe font partie de l'appareillage utile d'un Institut.

Université de Liège, Institut de Botanique,
Laboratoire de Physiologie végétale
et I. R. S. I. A.,
Centre de Recherches des Hormones végétales.

INFLUENCE DES IMPURETÉS CONTENUES DANS LES HORMONES DE SYNTHÈSE (QUALITÉ TECHNIQUE) SUR LA CROISSANCE DE VÉGÉTAUX INFÉRIEURS

PAR

Mme M. BOUILLENNE-WALRAND

(I.R.S.I.A. Centre de Recherches des Hormones végétales. — Liège — Belgique)

Les conclusions que nous proposons aujourd'hui sur l'importance des impuretés contenues dans les hormones de synthèse et les herbicides sélectifs, employés en qualité dite technique, dérivent d'une étude entreprise au Centre de Recherches des Hormones végétales de Liège.

Le but de cette étude était le suivant :

Les propriétés inhibitrices ou toxiques que les hormones et herbicides manifestent vis-à-vis de la croissance des végétaux supérieurs peuvent-elles être utilisées pour détruire des végétaux inférieurs (Bactéries, Champignons, etc...) responsables de maladies chez les végétaux, les animaux ou les hommes? Quel est, dans les limites des concentrations habituellement employées (de 1 à 4 ‰) le pH optimum d'action de ces produits?

Les principaux résultats de cette étude peuvent être résumés comme suit :

1° Certaines substances de croissance naturelles ou synthétiques : acide β indol-acétique (A.I.A.), acide β indol-propionique (A.I.P.) acide 2-4 dichlorophénoxyacétique (2-4 D.), acide 2-5 dichlorophénoxyacétique (2-5 D.), acide 2-3 dichlorophénoxyacétique (2-3 D.), 2-6 dichlorophénoxyacétique (2-6 D.), 2-4-5 Trichlorophénoxyacétique (2-4-5 T.), 2-4-6 Trichlorophénoxyacétique (2-4-6 T.) exercent sur la croissance des micro-organismes (levures, moisissures, bactéries) des influences comparables à celles produites sur les végétaux supérieurs, qui sont, selon les concentrations employées, spécifiques de processus bien définis : élongation cellulaire, mitoses, morphogenèse, inhibition de croissance, pour aboutir, aux fortes concentrations, à une action toxique et léthale.

Étudiant spécialement les problèmes posés par les aspects de la toxicité de ces substances sur un assez grand nombre d'organismes inférieurs, nous avons mis en évidence que, dans des limites de concentrations et de pH bien définies et qui dépendent de leur degré de dissociation, ces divers corps inhibent partiellement ou totalement la croissance de certains organismes, qu'ils soient pathogènes ou non ; de plus, ces substances

de croissance manifestent une certaine sélectivité selon les espèces; par exemple : *Sarcina lutea*, *Fusarium vasinfectum*, *Staphylococcus aureus*, *Truncatella ramulosa* sont plus sensibles à l'action de l'acide β indol-propionique qu'à celle de l'acide β indol-acétique (la figure I illustre bien ce résultat sur *Truncatella ramulosa*) ; pour *Pseudomonas aeruginosa*, c'est l'inverse qui est vrai : l'acide β indol-acétique est le plus actif.

2° Le pH du milieu joue de plus un rôle très important dans l'activité de certaines doses de substances de croissance : aux pH de 4.5 à 4.9 et en solutions équimoléculaires (0.006 Mol), elles sont inhibitrices d'un grand nombre d'organismes, mais ne le sont pas aux pH voisins de la neutralité ; résultats conformes aux données théoriques : on sait aujourd'hui que le pH du milieu a une action déterminante sur l'absorption des substances actives par les cellules vivantes. Déjà en 1930-1933, nous avons pu montrer que la pénétration dans le protoplasma cellulaire des substances dissoutes est, en partie tout au moins, fonction de l'état ionique des solutions.

Les belles recherches de BLACMKAN et son école ont bien montré que les molécules d'acides faibles que sont les substances de croissance pénètrent dans les cellules vivantes à l'état non dissocié.

Dès lors, la concentration totale nécessaire pour amener le même effet phytotoxique varie selon le pH, dans des proportions considérables (de 1 à 100 pour certains organismes et même de 1 à 1.000).

Les organismes sur lesquels nous avons exécuté nos expériences sont :

Truncatella ramulosa.

Armillaria mellea.

Fusarium vasinfectum ATK.

Staphylococcus aureus.

Sarcina lutea.

Pseudomonas aeruginosa.

Candida albicans.

Cryptococcus neoformans et diverses souches de *Trichophyton* / *T. gypsum*, *T. rubrum*, *T. interdigitale*, *T. crateriforme*, *T. Schoenleini*.

Microsporum : *M. audouini*, *M. felineum*.

Nocardia : *N. Africana*, *N. asteroides*.

Scopulariopsis brevicaulis.

Sporotrichum Schenckii.

Cephalosporium s.p., etc...

Parmi les nombreux organismes expérimentés, seules les levures : *Candida albicans*, *Cryptococcus neoformans* résistent, quelles que soient les substances de croissance utilisées et quel que soit le pH entre 4 et 7.2 (tout au moins aux concentrations 0.006 Mol).

3° L'intérêt que présentent les données expérimentales précédentes pour le contrôle de la microflore du sol est évident, si l'on considère la variété des produits herbicides lancés sur le marché et leur utilisation en grandes quantités.

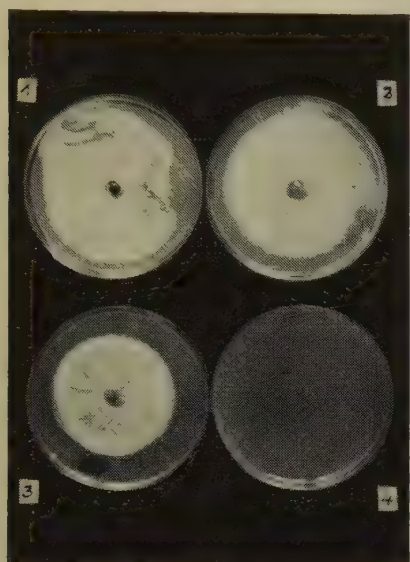
Il faut envisager plusieurs éventualités :

a) destruction dans le sol de certains organismes pathogènes des végétaux cultivés ;

b) destruction de la microflore utile ;

c) destruction de toute microflore, pathogène ou autre.

4° En ce qui concerne la médecine humaine ou vétérinaire, certaines substances de croissance relativement peu toxiques pour les mammifères sont susceptibles d'amener des guérisons d'affections cutanées dues à des végétaux inférieurs pathogènes. Des résultats manifestement encourageants ont été obtenus déjà par l'utilisation de cette nouvelle thérapeutique proposée par nous.



Milieu de Richard
1) pH 4.2. — 2) pH 5.5.

3) Milieu de Richard +
AIA (0,006 mol.)
pH 5,5
4) Milieu de Richard +
AIP (0,006 mol.)

Fig. 1. Cultures de *Truncatella ramulosa*, isolé d'un bouleau mort.
L'inhibition de croissance provoquée par AIP est totale.

Expérience du 20 juin 51

Et l'on pourrait souhaiter que les dermatologues exploitent dorénavant les données expérimentales récoltées par les laboratoires de biologie végétale qui travaillent les substances de croissance (*).

5° Dans certains produits techniques répandus sur le marché, notamment les 2-4-5 T. vendus comme débroussaillants, l'influence du pH sur

* Par la simple utilisation des tout premiers résultats publiés par nous dans ce domaine, notamment de la sensibilité sélective de *Pseudomonas aeruginosa* à l'acide ζ indol-acétique et *Staphylococcus aureus* à l'acide ζ indol-propionique, des spécialistes ont pu guérir des ulcérations ayant résisté à tout traitement y compris pénicilline et greffe.

l'activité inhibitrice vis-à-vis des micro-organismes est masquée par la présence d'un complexe d'impuretés beaucoup plus actif que le 2-4-5 T. lui-même et agissant aussi bien au pH 4 qu'au pH 6.9.

En effet, la purification à l'éther sulfurique de certains 2-4-5 T. techniques nous a donné :

a) un 2-4-5 T. purifié qui manifeste normalement une activité inhibitrice de croissance aux pH 4 et 5 et en concentration 0.006 Mol sur les

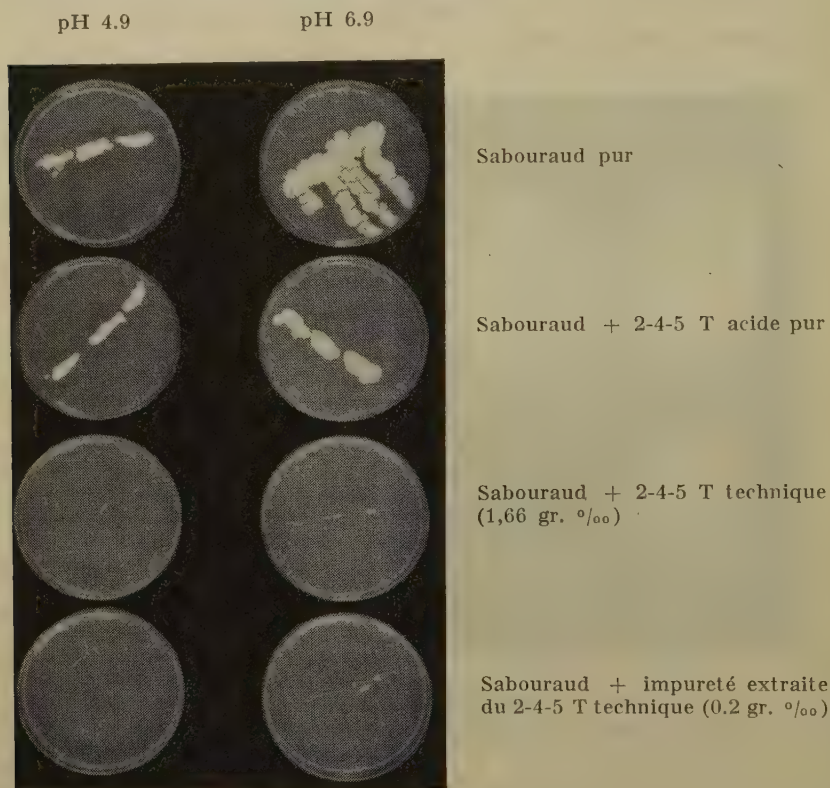


Photo : R. SAUVEUR

Fig. 2. *Candida albicans* cultivé sur milieu de Sabouraud à deux pH : 4.9 — 6.9

Expérience du 13-3-52.

organismes expérimentés sauf les levures *Candida* et *Cryptococcus*.

b) un complexe d'impuretés dont la concentration dans deux 2-4-5 T. techniques examinés était suffisante pour inhiber à elle seule la croissance de tous les organismes étudiés, y compris : *Candida albicans* et *Cryptococcus neoformans* et cela, quel que soit le pH du milieu de culture entre 4.9 et 6.9.

La photo annexée, figure n° II, montre clairement ce phénomène sur *Candida albicans* qui, nous l'avons vu, résiste parfaitement aux herbicides sélectifs appliqués en concentrations 0.006 Mol (de 1 à 2 gr. ‰) ; au contraire, une concentration de 0,2‰ du complexe d'impuretés inhibe totalement la croissance de la levure.

Par conséquent, ce complexe d'impuretés, que nous avons isolé et appelé « TRICHLOREX » et que nous avons suggéré être un mélange de dérivés des phénols chlorés ayant servi à la préparation des 2-4-5 T., peut exister dans certains produits techniques en concentration suffisante pour effacer aussi bien la sélectivité que l'action du pH qui se manifesteraient si on employait des produits purs.

L'importance de ce résultat est appréciable et entraîne plusieurs conséquences :

a) on ne peut considérer comme valable aucune expérience faite sur les micro-organismes avec des produits techniques, si la composition de ces derniers n'est pas définie exactement.

b) l'activité biologique considérable de certaines impuretés contenues dans les composés herbicides techniques indique qu'il convient d'en entamer l'étude chimique et d'en déterminer les propriétés biologiques.

EXTRACTION ET ANALYSE PRÉLIMINAIRE DU « TRICHLOREX »

Les 2-4-5 T. expérimentés ont été purifiés de la même manière : neutralisation préalable par NaOH, extraction du produit sec par l'éther sulfurique (désoxydé et sec), concentration de l'extrait obtenu et purifications successives de cet extrait par un mélange : éther sulfurique 2 + éther de pétrole (distillé entre 35° et 40°) 1. ; puis par éther de pétrole seul.

L'activité croissante des extraits, au cours de la purification, a été contrôlée par le test biologique.

Celui-ci a été effectué le plus généralement sur *Trichophyton interdigitale*, *Trichophyton Schoenleini* et *Candida albicans*. La limite du pouvoir d'inhibition totale de croissance des extraits actifs obtenus après de nombreuses purifications varie de 1/4.000 à 1/40.000.

Parmi les produits techniques examinés, certains ne contiennent pas de corps particulièrement actifs, d'autres en contiennent dans des proportions variables.

Nous avons pu par exemple, par le jeu des solvants employés, isoler d'un de nos échantillons de « TRICHLOREX » :

1° un produit blanc pur, cristallin, sublimable à basse température, point de fusion 62°-63°, limite de toxicité : entre 1/4.000 et 1/8.000 ;

2° une masse huileuse jaune contenant des cristaux incolores, limite de toxicité entre 1/8.000 et 1/16.000. L'action sur *Trichophyton interdigitale* des deux composés est représentée en figure III ;

3° de la masse ci-dessus, nous avons extrait des plaquettes cireuses blanches, fusibles entre 118° et 121° et dont l'activité inhibitrice est beaucoup plus faible.

Des résultats plus précis seront publiés ultérieurement.

La conclusion de ce court exposé est la suivante :

Nous avons décelé, dans la fabrication des 2-4-5 T., la présence de corps qui, seuls ou associés au 2-4-5 T., peuvent se révéler très utiles pour la thérapeutique antifongique, aussi bien chez les végétaux que chez les animaux et l'homme.

Le complexe isolé par nous, et que nous appelons provisoirement « TRICHLOREX », ne présente aucun des inconvénients d'autres composés antifongiques, comme les thiocarbamates, qui sont irritants et peuvent causer en médecine humaine ou vétérinaire de graves inconvénients. Il n'est pas toxique (aux doses actives tout au moins) pour les végétaux ou les animaux. Plusieurs essais de thérapeutique humaine ont donné déjà des résultats spectaculaires dans la guérison de lésions graves.

Il convient donc d'en réaliser l'étude chimique et d'en déterminer les conditions de synthèse, ce que nous espérons publier prochainement.

L'ACTION DU 2-4 D SUR LA MORPHOLOGIE, L'ANATOMIE ET LA DESCENDANCE DE *GOSSYPIUM HERBACEUM*

par M. BOUILLENNE-WALRAND et G. SIRONVAL

I. Introduction.

Les effets de l'application du 2-4 D sur les cotonniers a attiré récemment l'attention de quelques auteurs (DUNLAP, 1948 ; ERGLE et DUNLAP 1949 ; BROWN, HOLDEMAN et HAGOOD, 1948 ; BROWN, 1950 ; WAYNE J. MC ILRATH, ERGLE et DUNLAP, 1951 ; ZIMMERMAN, HITCHCOCK et KIRKPATRICK, 1952).

Le cotonnier est en effet étonnamment sensible au 2-4 D et le type de réaction qu'on observe est très particulier ; en 1948, DUNLAP indiquait que même les plantules obtenues à partir des graines recueillies sur des plantes traitées peuvent présenter des modifications.

Nous avons été amenés à retrouver la plupart des faits cités dans la littérature et à en apporter quelques nouveaux en procédant comme suit :

Nous avons semé, au début de février 1952, des graines de *Gossypium herbaceum* provenant des cultures du Jardin Botanique de Liège ; nous avons appliqué une température de 26° C et des jours artificiels de 16 heures pendant 2 mois, de manière à obtenir des plantes prêtes à fleurir à la fin d'avril. Le 1^{er} mai, une partie des plantes a été traitée par aspersion d'une solution de 2-4 D à 0,001 % ; quelques-unes ont reçu sur le pétiole d'une feuille adulte de la lanoline contenant 0,01 % de 2-4 D, tandis que d'autres ont été laissées comme témoins.

On a récolté des graines sur les plantes traitées par aspersion et par la pâte, aussi bien que sur les témoins. Ces graines ont été semées en février 1953, dans les mêmes conditions que l'année précédente.

Les modifications obtenues ont été étudiées tant du point de vue morphologique que du point de vue anatomique, sur les plantes adultes d'une part, et sur les plantules d'autre part.

Nous décrivons d'abord nos observations relatives aux plantes adultes, et ensuite celles relatives aux plantules.

Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique, Tome 86, p. 227 (juin 1954). — Communication présentée à la séance du 11 octobre 1953.

II. Résultats.

A. MODIFICATIONS PRODUITES PAR LE 2-4 D SUR DES PLANTES ADULTES.

1. Effets du traitement par aspersion à l'aide d'une solution à 0,001 %.

L'aspersion n'arrête pas d'une façon durable la croissance du méristème principal. Ce dernier subit un temps d'arrêt*, puis il reprend son activité donnant naissance à de nouvelles feuilles. Dès la première d'entre elles, on observe une modification de

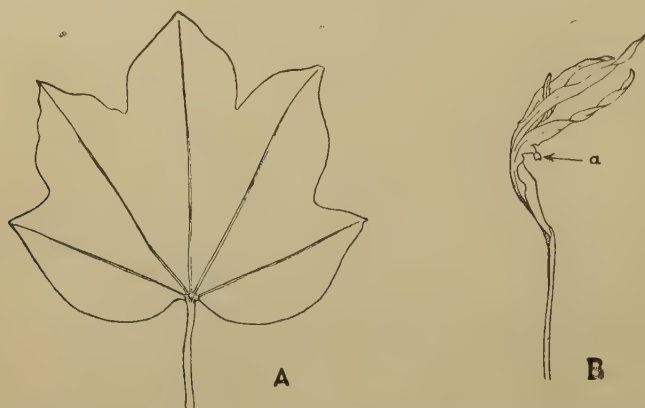


FIG. 1. — Effet du traitement par le 2-4 D sur la forme des feuilles ; en A, une feuille normale ; en B, une deuxième feuille ayant grandi après le traitement de la plante.

la forme. Il s'agit d'un changement relativement faible, consistant en une déformation légère des lobes dont les bords prennent des aspects plissés. Mais à la deuxième feuilles, la modification devient brusquement plus nette : le limbe se réduit à une lanière contournée sur elle-même et terminée par trois languettes principales souvent enroulées ; à droite et à gauche, subsistent deux petits lobes latéraux extrêmement réduits (fig. 1 B, a). Toutes les feuilles suivantes, élaborées successivement le long d'une dizaine d'entrenœuds offrent un aspect analogue. On y observe généralement à la base du limbe, le long de la nervure principale, une plage de tissus cicatriciels très spéciaux (fig. 2).

Quatre mois après le traitement, — et alors que, pendant ce laps de temps, aucune trace de 2-4 D n'a été appliquée —, les nouvelles feuilles élaborées par le méristème principal sont encore anormales. Mais le degré de la déformation s'est cependant amoindri : le limbe est devenu progressivement plus large, les lobes plus normaux, tandis que le caractère plissé et contourné s'est atténué ; si bien qu'au bout de six mois, l'effet du traitement s'estompe à un tel point qu'il n'est plus notable : à ce moment, le méristème principal donne à nouveau des feuilles normales.

Parallèlement à la réaction du méristème principal, les bourgeons secondaires,

* La longueur de la période d'arrêt de croissance dépend de la concentration de 2-4 D utilisée.

après le temps d'arrêt de croissance signalé plus haut, se mettent à pousser rapidement en formant eux aussi des feuilles anormales. Tous les bourgeons secondaires sont atteints, quelle que soit leur position le long de la tige principale : les bourgeons de la base se comportent exactement comme ceux du sommet. Les caractéristiques de ces feuilles sont les mêmes que celles décrites plus haut, et l'évolution des déformations de feuille à feuille est identique.

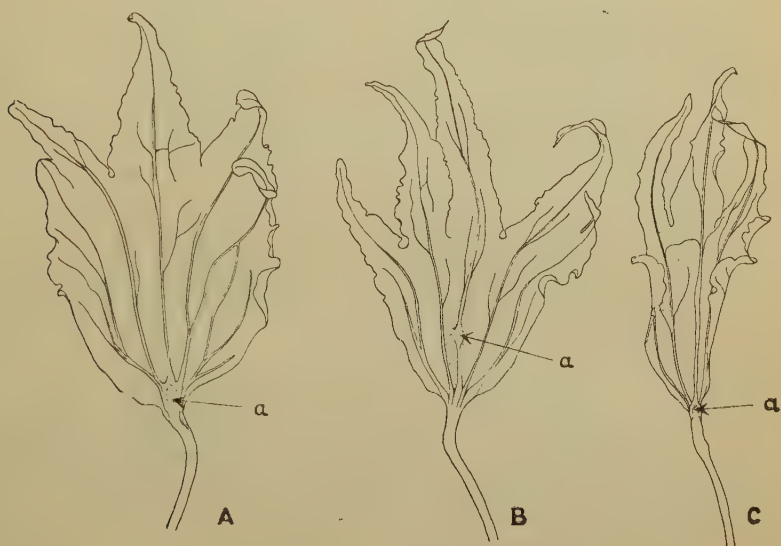


FIG. 2. — *Quelques feuilles déformées* ayant grandi 2-3 mois après le traitement ; de A à C, les déformations sont de plus en plus marquées. En a, la plage de tissus cicatriciels spéciaux.

D'ailleurs, les méristèmes floraux sont eux-même touchés. Les fleurs qui se forment après le traitement ont des sépales en lanières ; ces lanières sont analogues à celles qu'on trouve chez les feuilles des plantes traitées ; elles sont longues et dépassent souvent les pétales dont les dimensions sont généralement un peu réduites. Les sépales sont soudés entre eux à leur base, ce qui n'est jamais le cas chez les témoins. Dans la période qui suit immédiatement le traitement, les fleurs, très modifiées, avortent (fig. 3) ; elles tombent après leur épanouissement. Mais, par la suite, les sépales redeviennent progressivement plus normaux et les pétales s'agrandissent ; parallèlement, la fécondité s'améliore et dans certains cas, un fruit se forme. On peut alors récolter des graines qui, comme nous le verrons plus loin, sont capables de germer.

L'analyse morphologique révèle deux faits essentiels :

- 1) l'action du 2-4 D s'exerce sur les méristèmes, aussi bien végétatifs que sexuels, et cette action perdure plusieurs mois après le traitement ;
- 2) les méristèmes sont tous atteints, quelle que soit leur position.

Tout ceci indique indiscutablement un transport du 2-4 D vers tous les méristèmes indistinctement.

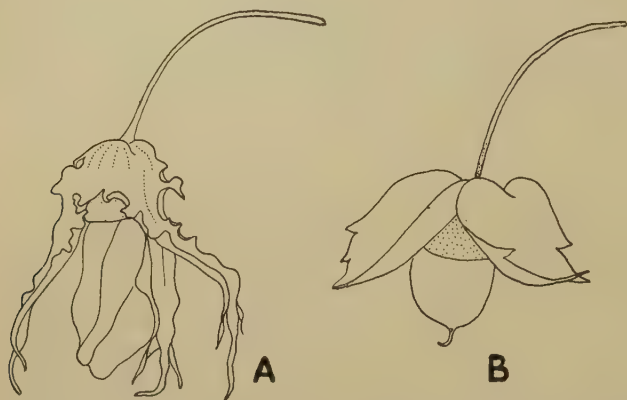


FIG. 3. — *Déformation de la fleur* ; en B, fleur normale ; en A, fleur stérile apparue après le traitement.

* * *

Les modifications de forme sont accompagnées de changements dans la structure anatomique. Nous limitons notre exposé à ce qui se passe dans les pétioles. Extérieurement, ces organes paraissent peu affectés par l'application du 2-4 D. Dans les séries traitées, comme dans les témoins, ils ont à peu près la même forme cylindrique. Pourtant, les coupes révèlent des différences nettes.

A la base du pétiole, un peu au-dessus de son insertion sur la tige, le témoin présente 4 gros faisceaux opposés deux à deux et 4 petits faisceaux intermédiaires. Les 8 faisceaux sont disposés en cercle (fig. 4 C). Par contre, au même niveau, on trouve dans le traité un anneau ininterrompu de bois et de liber. L'épaisseur de l'anneau varie à peine sur son pourtour, si bien qu'il ne reste pas la moindre trace des faisceaux du témoin (fig. 4 A).

Au sommet du pétiole, juste avant l'entrée dans le limbe, le témoin montre une symétrie bilatérale, avec d'un côté trois très gros faisceaux et en face, quatre à cinq faisceaux plus petits disposés sans ordre. Les trois gros faisceaux pénètrent seuls dans le limbe, les autres s'amenuisant (fig. 4 D). Quelque chose d'analogue se passe dans le haut du pétiole des traités. A ce niveau, l'anneau continu s'ouvre d'un côté, de sorte qu'il se forme un fer à cheval massif, entre les extrémités duquel subsiste, isolé, un tronçon de l'anneau primitif (fig. 4 B). Ce tronçon s'amenuise, tandis que le fer à cheval se scinde progressivement en trois gros faisceaux qui pénètrent dans le limbe où les deux latéraux se subdivisent.

La rupture de l'anneau continu caractéristique des pétioles traités présente quelques particularités, parce qu'elle s'accompagne de transformations curieuses du parenchyme intérieur à l'anneau. On trouve presque toujours deux points de rupture

(en *a* et *b* sur la fig 4 B). Ils sont constitués par l'introduction d'un « coin » parenchymateux (voir fig. 5, a), à partir du parenchyme extérieur, entre les massifs de phloème et de xylème sous-jacent.

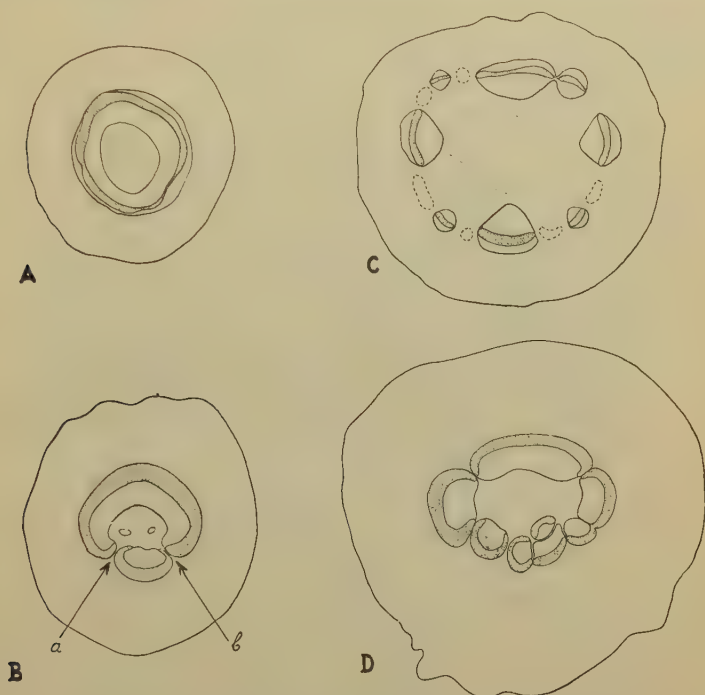


FIG. 4. — *Effet du 2-4 D sur la structure du pétiole.*

En A, traité, coupe à la base du pétiole

En B, traité, coupe au sommet du pétiole

En C, témoin, coupe à la base du pétiole

En D, témoin, coupe au sommet du pétiole (Explications dans le texte) Gross : 20 ×

Ce « coin » pénètre jusqu'au parenchyme intérieur où on rencontre, à son contact, une zone sclérenchymateuse s'étendant largement et souvent divisée en plusieurs tronçons successifs qui tous présentent de petits massifs de bois plus ou moins développés (fig. 5, b). Cette disposition ne se rencontre que dans la zone supérieure du pétiole : on n'en trouve plus trace à l'entrée du limbe.

Notons que, dans les limbes des sujets traités, les faisceaux restent longtemps parallèles, et très rapprochés, laissant entre eux des plages à parenchyme palissadique très étroites.

2. *Effets du traitement par la pâte à la lanoline à 0,01 %.*

L'application de pâte à la lanoline contenant 0,01 % de 2-4 D sur la base du pétiole

d'une feuille adulte, — par exemple la 4^e ou la 5^e comptée à partir du sommet de la tige —, provoque immédiatement une réaction d'épinastie : la feuilles s'abaisse.

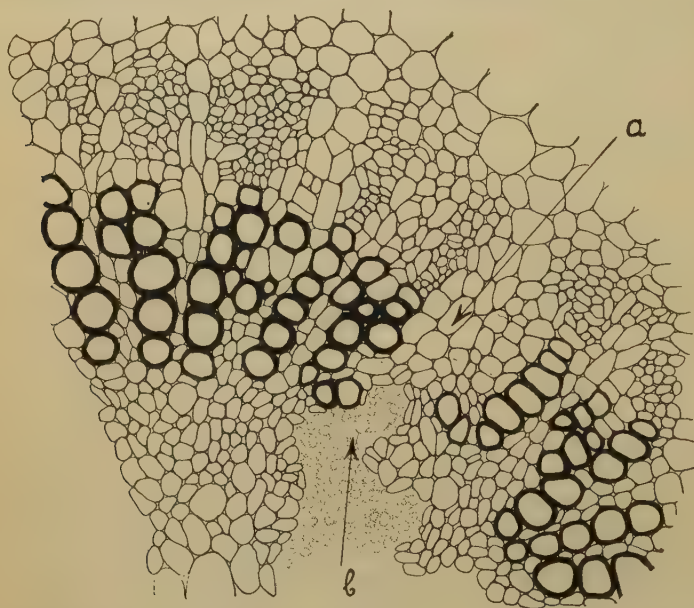


FIG. 5. — *Détail d'une coupe du sommet du pétiole dans le cas d'une plante ayant été traitée.* (Explications dans le texte)
Gross : 100 ×

Quelques jours plus tard, on commence à observer que les feuilles issues de l'activité du méristème principal sont anormales. L'aspect est le même que lorsqu'on procède à l'aspersion, et il évolue de feuille à feuille de la même manière. Cependant, l'utilisation de la pâte, — dont l'application est localisée à un organe précis —, permet de démontrer facilement que, sous l'action du 2-4 D, beaucoup de méristèmes secondaires se mettent à pousser à l'aisselle des feuilles les plus diverses et que tous, quelle que soit leur position par rapport au dépôt de lanoline, portent les mêmes caractéristiques du traitement que le méristème principal.

La figure 6 montre la lanoline en (a) sur le pétiole d'une feuille de la tige 1. Le méristème de la tige 1 donne des formations anormales ; mais il en va de même du méristème principal de la ramification 2 et de tous les bourgeons axillaires de cette ramification. On voit très bien sur la figure 6, le long de la ramification 2, les feuilles normales qui ont précédé le traitement, et, à leur aisselle, les bourgeons réveillés par le traitement et anormaux b. L'expérience montre clairement ce qu'indiquait déjà le traitement par aspersion :

Le 2-4 D est transporté dans tous les sens vers les méristèmes quels qu'ils soient, à partir du point d'application ; dans le cas présent, il descend le long de la tige 1 pour remonter dans la ramification 2.



FIG. 6. — Une plante traitée à la lanoline. (Explications dans le texte).

B. MODIFICATIONS DANS LA DESCENDANCE.

L'aspect des graines récoltées en 1952, chez les traités et chez les témoins, est identique. En les semant en février 1953, notre but n'est pas de reproduire les belles expériences de WAYNE MC ILRATH, EGGLE et DUNLAP (1951) concernant la plus ou moins grande persistance de l'effet du 2-4 D. Nous voulons simplement préciser le type de déformation qu'on obtient chez les plantules.

La germination est normale partout et, au stade cotylédonnaire, il n'est pas possible de distinguer les plantules « traitées » — nous appelons ainsi les plantules provenant de graines récoltées sur des plantes préalablement traitées — des témoins. Les cotylédons notamment ont partout le même aspect (1) : Rien ne fait prévoir l'anormalité des graines traitées.

Pourtant, lorsque la 1^{re} feuille commence à croître, puis s'étale, il apparaît que, chez les plantules « traitées », la forme du limbe est généralement anormale, avec des modalités plus ou moins prononcées. Certes, on ne rencontre pas l'aspect en lanière de la figure 1 B, caractéristique du traitement direct des plantes. Mais on constate la tendance au rétrécissement du limbe et le rapprochement des nervures en faisceaux à la base, ainsi que le plissement prononcé des bords. La feuille est lancéolée et pas du tout arrondie comme dans le normal (fig. 7 B).

Des déformations analogues s'observent à la deuxième feuille. Le limbe reste rétréci : les deux lobes latéraux qu'on voit apparaître à la deuxième feuille des témoins sont inexistantes chez les « traitées » qui montrent seulement deux légers mamelons en *a* et en *b* (fig. 7 D). Cependant, les nervures médianes et latérales des « traitées » sont moins contiguës qu'elles ne l'étaient à la première feuille, et à cet égard, la deuxième feuille des « traitées » se rapproche de celle des témoins.

D'ailleurs, à la troisième feuille, les effets du traitement de la plante sur laquelle les graines ont été récoltées disparaissent, et on ne les retrouve plus par la suite.

Notons seulement que, chez quelques plantules « traitées », les bourgeons cotylédonnaires ont commencé à pousser au moment de la croissance des troisième-quatrième feuilles de la tige principale. On a ainsi obtenu des plantes ramifiées à un stade très jeune. Cette particularité des plantules « traitées » correspond à la réaction des plantes adultes qui, après l'application du 2-4 D, sont le siège d'une croissance rapide des bourgeons secondaires.

L'ensemble de ces données prouvent que les déformations des plantules « traitées » sont suffisamment caractéristiques pour qu'on puisse les rapporter au 2-4 D. Ce produit n'a pas agi directement sur les plantules, puisqu'on n'a pas procédé à leur aspersion : son action s'est réalisée par l'intermédiaire de la plante adulte, à partir de laquelle les graines se sont formées.

(1) On sait que MC ILRATH, EGGLE et DUNLAP (1951) ont parfois rencontré des cotylédons soudés dans les « traités ». Nous n'avons pas observé ce cas.

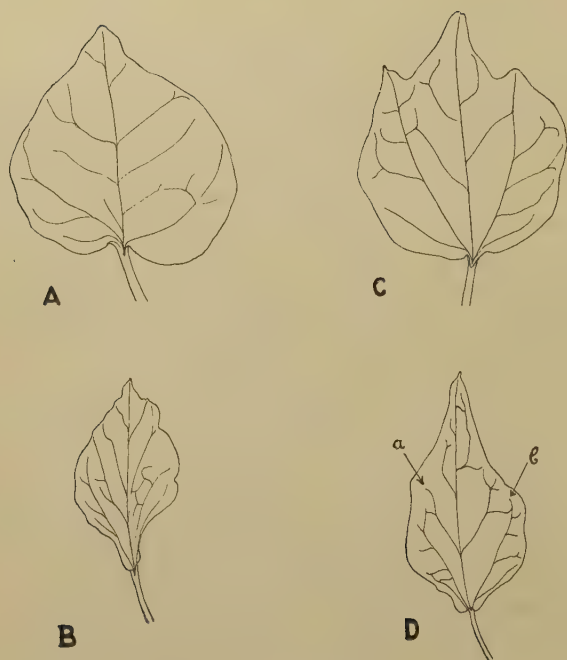


FIG. 7. — Déformation des 1^{re}s feuilles chez les plantules issues de graines récoltées sur une plante préalablement traitée (= plantules « traitées »).

En A, 1^{re} feuille d'une plantule témoin.

En B, 1^{re} feuille d'une plantule « traitée ».

En C, 2^e feuille d'une plantule témoin.

En D, 2^e feuille d'une plantule « traitée ».

* * *

III. Conclusions.

Les faits exposés conduisent aux conclusions suivantes :

1. — L'action du 2-4 D appliqué, soit par aspersion, soit par la pâte à la lanoline, s'exerce sur le fonctionnement des méristèmes de tige, pendant un temps très long (plusieurs mois) après le traitement. Tous les méristèmes construisent des feuilles déformées ; les fleurs elles-mêmes sont déformées, mais elles peuvent être fertiles. Nous confirmons ainsi les résultats des auteurs qui, avant nous, ont étudié l'action du 2-4 D sur les cotonniers.

2. — Mais nous montrons en outre que les modifications d'ordre morphologique sont accompagnées d'autres, plus profondes, d'ordre anatomique. La disposition des faisceaux dans les pétioles est notamment modifiée par le traitement.

3. — De plus, nous établissons que le 2-4 D circule dans le végétal à partir du point où on l'applique vers les méristèmes sans distinction, quelle que soit la position de ces derniers. *La circulation du 2-4 D n'est pas exclusivement polaire.*

Ce fait est un argument favorable à la thèse bien connue de BOUILLENNE selon laquelle le transport des calines et des auxines n'est pas strictement polaire, contrairement à ce que supposent d'autres auteurs (voir R. BOUILLENNE, 1949).

4. — *L'action du 2-4 D provoque la croissance rapide des bourgeons axillaires.* La croissance de ces bourgeons est observée dans tous les cas de traitement.

Il est intéressant de mettre cette constatation en rapport avec les données de M. BOUILLENNE-WALRAND (1950) relatives à l'action du 2-4 D sur le tallage des céréales, et selon lesquelles l'application du 2-4 D ne diminue en aucun cas l'intensité du tallage total. Il semble donc que, aussi bien chez certaines monocotylées que chez certaines dicotylées, le 2-4 D n'a en tout cas pas une action défavorable au réveil des bourgeons, bien au contraire.

5. — Enfin, *les graines issues des plantes traitées sont modifiées par le 2-4 D.*

L'influence du traitement que subit la plante, sur les graines qu'elle produit, est ici évidente. On retrouve la conclusion à laquelle SIRONVAL aboutit en 1952 en travaillant sur le fraisier. Il est absolument clair que certains produits, venant de multiples organes, pénètrent comme tel dans la graine en formation et y exercent leur influence spécifique. C'est ce que BOUILLENNE admet dès 1933 pour la rhizocaline qui, venant des feuilles, est emmagasinée dans les graines, pour agir ensuite au moment de la germination.

Laboratoire de Physiologie végétale
de l'Université de Liège et Centre
de Recherches des Hormones Végétales (I. R. S. I. A.)

BIBLIOGRAPHIE

1. BOUILLENNE R. et WENT F. — Recherches expérimentales sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures. *Annales Jard. Bot. Buitenzorg*, 1933.
2. BOUILLENNE R. — La rhizogénèse ; Colloque intern. du C. N. R. S. sur la morphogénèse. *Ann. Biol.*, **26**, pp. 597-628, 1950.
3. BOUILLENNE-WALRAND M. — L'action des herbicides sélectifs sur le tallage et le rendement des céréales. Trav. du Centre de Rech. des Horm. Vég., *Compte-rendus de Rech. de l'I. R. S. I. A.*, **6**, pp. 50-68, 1950 (publié en 1952).

4. BROWN C. A., HOLDEMAN Q. L. et HAGOOD E. S. — Injuries to cotton by 2-4 D. *Louisiana Agr. Exp. Sta. Bull.*, p. 426, 1948.
 5. BROWN J. G. — Persistence of 2-4 D in plant tissues. *Plant Dis. Repr.*, **34**, p. 127, 1950.
 6. DUNLAP A. A. — 2-4 D injury to cotton from air-plane dusting of rice. *Phytopath.*, **38**, pp. 638-644, 1948.
 7. EGGLE D. R. et DUNLAP A. A. — Response of cotton to 2-4 D. *Texas Agr. Exp. Sta. Bull.*, p. 713, 1949.
 8. SIRONVAL C. — Modification de la forme de la première feuille chez le fraisier. *Bull. Soc. Roy. Bot. de Belg.*, **84**, pp. 275-280, 1951 (publié en 1952).
 9. ZIMMERMAN P. W., HITCHCOCK A. E. et KIRKPATRICK H. — Detection and determination of 2-4 D as a contaminant by biological methods. *Contr. Boyce Thompson Inst.*, **16** (10), pp. 439-449, 1952.
 10. WAYNE J. MCILRATH, D. R. EGGLE, et DUNLAP A. A. — Persistence of 2-4 D stimulus in cotton plants with reference to its transmission to the seed. *Bot. Gaz.*, **112**, pp. 511-518, 1951.
-

Mesure de l'activité de la chlorophyllase par chromatographie sur papier

Par

C. SIRONVAL ¹

Laboratoire de Physiologie Végétale de l'Université, Copenhague

(Reçu le 25 Mars 1954)

Il est bien connu depuis Willstätter et Stoll (1913) que la chlorophylle peut être hydrolysée en solution acétonique aqueuse par de la poudre sèche de feuilles préalablement débarassée de pigments. La réaction est enzymatique et l'enzyme a été appelée «chlorophyllase».

L'activité de la chlorophyllase a été mesurée dans un certain nombre de plantes par Mayer (1930). Mayer utilise généralement 500 mg de poudre de feuilles séchées à la température ordinaire. L'hydrolyse a lieu dans une solution acétonique aqueuse à 66 % et à une température de 25° C. Les substrats utilisés sont, soit des produits purs isolés, soit des mélanges de ces produits, soit l'extrait acétonique total de limbes. Les produits de l'hydrolyse sont séparés par la méthode de Willstätter et Stoll, la chlorophyllide étant extraite par une solution de 0,02 N de potasse caustique. Weast et Mackinney (1940) séparent la chlorophyllide en se basant sur son insolubilité dans l'éther de pétrole; ils utilisent comme source d'enzyme le tissu végétal frais ou congelé, et constatent que le séchage préalable des tissus réduit fortement l'activité fermentaire.

Nous avons cherché à appliquer la chromatographie sur papier à la mesure de l'hydrolyse enzymatique de la chlorophylle.

¹ Actuellement, Chef de Travaux à l'Institut Botanique de l'Université de Liège, Belgique.

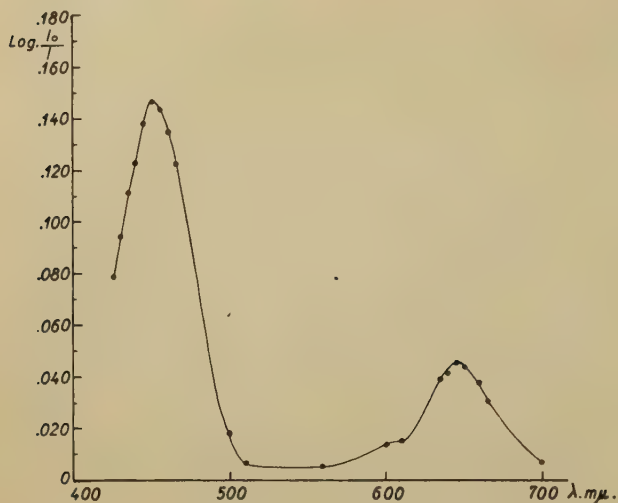


Figure 1. Spectre de la chlorophylle b dans l'éther sulfurique, après séparation sur papier. On a utilisé un spectrophotomètre Coleman.

La chromatographie sur papier des pigments végétaux

Ainsi que nous l'avons montré antérieurement (Sironval, 1953 b), les deux chlorophylles a et b peuvent être chromatographiées sur papier en utilisant le procédé de Bauer (1952) quelque peu modifié; l'éluant est le mélange benzène: 10, éther de pétrole: 2,5, acétone: 2; le chromatogramme est descendant et l'opération a lieu dans une atmosphère d'éther de pétrole.

La séparation obtenue est bonne. La figure 1 représente le spectre dans

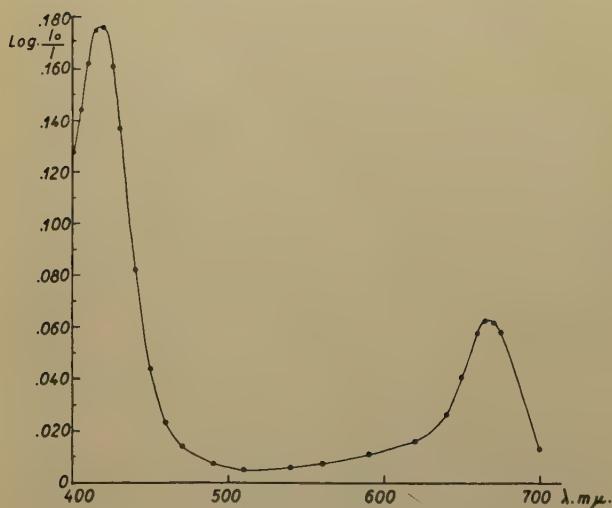


Figure 2. Spectre de la chlorophylle a dans l'éther sulfurique, après séparation sur papier. On a utilisé un spectrophotomètre Coleman.

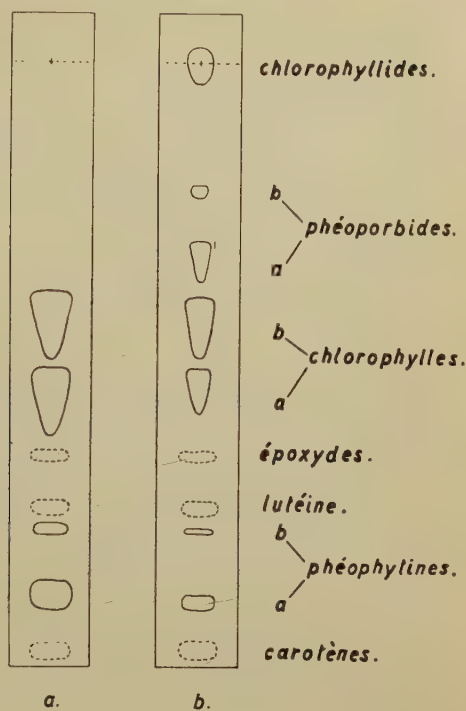


Figure 3. a) aspect du chromatogramme développé à partir d'un extrait acétonique de feuilles légèrement acide; b) aspect du chromatogramme après l'action de la chlorophyllase sur l'extrait.

l'éther sulfurique de la chlorophylle b ainsi préparée. Les maxima sont situés à 452 et 645 $m\mu$, et le rapport entre le coefficient d'absorption dans le violet et le coefficient dans le rouge est de 2,97, valeur très proche des données de Zscheile et Comar (1941) et de Harris et Zscheile (1943) qui ont purifié spécialement le pigment. La figure 2 représente le spectre de la chlorophylle a dans l'éther sulfurique; les maxima sont ici assez fortement déplacés: à 420 et 665 $m\mu$, tandis que les rapports entre les coefficients d'absorption violet/rouge est de 2,82 ce qui indique la présence constante d'une impureté absorbant dans le violet.

L'excellente séparation des pigments autorise les mesures quantitatives. La tache est délimitée (éventuellement sous U—V), découpée puis transférée dans une quantité connue d'éther. On laisse séjourner à la glacière pendant 24 h.; on mesure ensuite l'absorption à 665 $m\mu$ pour la chlorophylle a et à 645 $m\mu$ pour la chlorophylle b.

La chromatographie permet de séparer les phéophytines. Ces pigments obtenus par addition d'une goutte d'acide à quelques ml d'une solution de chlorophylles — et que l'on trouve aussi dans les extraits végétaux acides, par exemples, chez les jeunes feuilles de *Pelargonium* — se situent dans le chromatogramme presque en front de solvant. Lorsque la quantité en est

suffisante, la tache est visible à l'oeil. Sinon, il faut utiliser les U—V pour la révéler. L'extraction à l'éther est réalisée dans les mêmes conditions que l'extraction des chlorophylles et la solution montre la zone d'absorption caractéristique de l'absence de Mg, entre 500—540 m μ .

Quant aux produits dépourvus de phytol: chlorophyllides et phéophorbides, ils se déplacent peu sur le chromatogramme. Les chlorophyllides restent groupées autour de la tache de départ et se séparent à peine l'une de l'autre; tandis que les phéophorbides migrent légèrement, la phéophorbide a se situant au dessus de la chlorophylle b.

Un mélange complexe contenant les deux chlorophylles a et b, et les deux phéophytines, donne le chromatogramme représenté figure 3 a; après hydrolyse par la chlorophyllase, on obtient le chromatogramme 3 b, dans lequel on retrouve les constituants de départ à leur place normale, et, en outre, les taches des phéophorbides et du mélange de chlorophyllides. La concentration en phéophorbides ne permet généralement pas la localisation à l'oeil nu et il faut employer la lumière ultra-violette.

Mesure de l'activité de la chlorophyllase

Tous les produits peuvent être élués à l'éther, sauf les chlorophyllides pour lesquelles on doit utiliser soit une solution de potasse caustique à 0,02 N, soit de l'éthanol à 60 %. L'élution est quantitative.

Le tableau 1 donne un exemple des variations complexes observées au cours du temps dans un mélange contenant au départ de la phéophytine (a+b), de la chlorophyllide (a+b), de la chlorophylle a et de la chlorophylle b. Il s'agit d'une solution en milieu acide (pH 4,0) soumise à l'action d'une préparation enzymatique dont l'activité est faible. On voit diminuer à la fois la teneur en chlorophylle a, chlorophylle b et chlorophyllide totale, tandis que la teneur en phéophytine totale et en phéophorbide totale augmente. Il se produit deux processus: d'une part, la transformation de chlorophylle en phéophytine et de chlorophyllide en phéophorbide par élimination progressive du magnésium; et d'autre part, l'hydrolyse des chlorophylles et des phéophytines. Malgré la complexité des réactions, la quantité totale des pigments se retrouve heure après heure. L'estimation de l'hydrolyse prise seule peut se faire de deux manières: 1) en partant de l'augmentation de la teneur des phéophorbides dont on déduit la diminution de teneur des chlorophyllides; — 2) en partant de la diminution de teneur des chlorophylles a et b, dont on déduit l'augmentation de teneur des phéophytines. Dans les deux cas, la vitesse de l'hydrolyse est trouvée égale. La préparation d'enzyme étant peu active, cette vitesse varie peu d'heure en heure.

Tableau 1. *Variations complexes dans un mélange de pigments soumis, en milieu acide (pH. 4,0), à l'action de la chlorophyllase* (les quantités de pigments sont exprimées en µg).

Pigments	Quantité présente au départ	Quantité trouvée après:		
		1 h.	2 h.	3 h.
Chlorophylle a.....	6,0	4,5	3,1	1,7
Chlorophylle b.....	5,2	4,5	3,5	3,1
Phéophytine totale.....	9,0	9,8	10,5	11,2
Phéophorbide totale.....	0	1,5	3,7	5,3
Chlorophyllide totale.....	1,8	1,7	1,0	0,7
Total	22,0	22,0	21,8	22,0

Certains extraits acétoniques aqueux de tissus végétaux ont un pH voisin de 4. C'est le cas des extraits de feuilles jeunes de *Pelargonium* (pH: 4,2 à 5,0). Dans ces extraits, la vitesse de l'hydrolyse est généralement plus grande que celle de la phéophytinisation. Dans d'autres cas, le pH est relativement élevé, voisin de 6,0 ou de la neutralité, par exemple chez *Heracleum sphondylium*, et on n'observe pas la phéophytinisation. On peut évidemment tamponner les extraits et les amener au pH 6,0 qui, selon Mayer, est le plus favorable à l'action de l'enzyme.

La mesure exacte de l'activité de la chlorophyllase se fait de la manière suivante:

On part d'environ 100 mg de tissus frais; de préférence, on prélève à l'emporte-pièce une surface connue (par exemple, selon la méthode décrite par Sironval (1953 a). On broie immédiatement dans un petit mortier dans 1 ml d'acétone en présence de sable pur. On transfère dans un tube. On lave le mortier par 1 ml d'acétone; on transvase dans le tube en ayant soin de récolter convenablement tout le résidu sec subsistant après l'évacuation de l'acétone. On ajoute 1 ml d'eau bidistillée neutre (ou du tampon éventuel). On prélève du tube une quantité connue à l'aide d'une micropipette et on trans-

Tableau 2. *Activité de la chlorophyllase contenue dans des quantités différentes de tissus frais, prélevées dans les mêmes feuilles.* (u)=le pourcentage de pigments hydrolysés en 1 heure à 20° C, dans l'acétone à 66 %.

Objet expérimenté	No. du prélèvement	Quantité de tissu frais prélevé (mg)	(u) brut trouvé	(u) rapporté à 100 mg de poids frais
Jeunes feuilles de <i>Pelargonium</i>	1	267,4	59,4	22,2
	2	317,9	65,6	20,6
Feuilles adultes d' <i>Heracleum</i>	1	90,0	58,8	65,3
	2	167,8	110,1	65,9

Tableau 3. *Variation de la vitesse d'hydrolyse dans des extraits de tissus frais.* Le chiffre donné correspond à $K \cdot 10^3 = \frac{10^3}{t} \log_{\text{nep}} \frac{a}{a-x}$; (a) étant la quantité de produits au départ et (x) la quantité de produits hydrolysés pendant le temps t exprimé en minutes.

Séries	Vitesse d'hydrolyse dans:		
	la première heure	les 2 premières heures	les 3 premières heures
1	25,3	16,2	11,5
2	23,2	14,4	9,4
3	19,3	12,5	8,9
4	19,2	11,9	8,7

fère sur une languette de papier de 5 cm de large sur 40 cm de long. On chromatographie: on obtient ainsi la teneur en pigment au départ. Le tube, soigneusement bouché, est agité pendant le temps voulu à 20° C. On fait alors un nouveau prélèvement qu'on chromatographie sur un papier identique à celui déjà décrit. Les papiers chromatographiés sont découpés puis élués, et l'absorption mesurée dans le rouge à la longueur d'onde correspondant à la substance étudiée. On calcule ensuite la quantité des divers produits hydrolysés. Le pourcentage hydrolysé par unité de temps est rapporté au poids frais, au poids sec ou à la surface. Dans le cas des jeunes feuilles, la surface est cependant indéterminable.

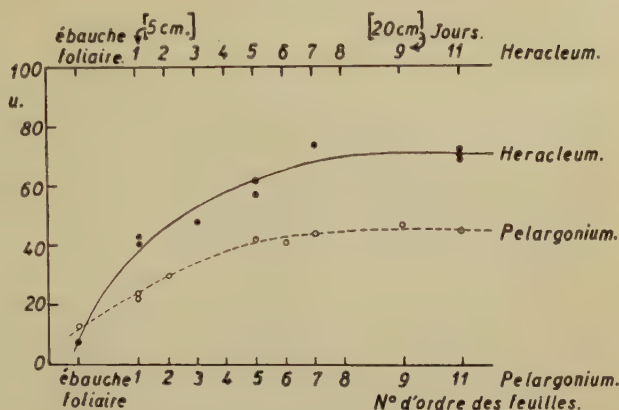
Quelques résultats. En utilisant cette méthode, deux prélèvements effectués en même temps sur les mêmes feuilles, donnent pendant le même temps la même hydrolyse. Nous donnons dans le tableau 2 des résultats obtenus de cette manière sur *Pelargonium* et sur *Heracleum*. Les quantités de tissus prélevés sont différentes, — comme les quantités de pigments présentes au départ —, mais la vitesse d'hydrolyse rapportée au poids frais est trouvée la même. Elle est exprimée dans le tableau 2 par le pourcentage (u) de pigments hydrolysés en 1 h à 20° C dans l'acétone à 66 %.

Il importe d'effectuer les mesures en même temps, par exemple immédiate-

Tableau 4. *Activité de la chlorophyllase à deux moments d'une même journée.* Tous les dosages ont été faits sur les mêmes feuilles, qui le 23/2/54 étaient au début de leur croissance. (u) = le pourcentage de pigments hydrolysés en 1 h. à 20° C, dans l'acétone à 66 %.

Date des prélèvements	<i>Pelargonium</i> ; (u) par 100 mg de poids frais, mesuré à:			<i>Heracleum</i> ; (u) par 100 mg de poids frais, mesuré à:		
	11 h.	16 h.	différence	11 h.	16 h.	différence
23/2/54	22,2	20,6	— 1,6	40,4	40,5	+ 0,1
25/2/54	27,0	31,2	+ 4,2	47,3	49,8	+ 2,5
27/2/54	29,5	23,5	— 6,0	64,2	51,2	— 13,0
1/3/54	33,7	29,6	— 4,1	80,0	70,0	— 10,0

Figure 4. Variation de l'activité de la chlorophyllase en fonction de l'âge de la feuille. Pour *Heracleum*, la variation a été suivie jour après jour à partir d'une feuille de 5 cm. Pour *Pelargonium* la variation a été suivie de feuille à feuille. (u) est le pourcentage de pigments hydrolysés en 1 h. à 20° C, dans l'acétone à 66 %.



ment après l'écrasement des morceaux de limbes. Dans le cas de tissus frais, l'activité de l'enzyme varie en effet fortement au cours du temps ainsi que Weast et Mackinney l'ont observé. Le tableau 3 montre cette variation dans les extraits de *Pelargonium*, pendant les 3 premières heures suivant l'extraction. La méthode la plus pratique pour obtenir des résultats comparables consiste à mesurer l'hydrolyse pendant la première heure d'activité de l'enzyme.

Dans ces conditions, il est facile de retrouver par notre méthode une série de résultats anciens. On voit, par exemple, que l'activité des feuilles adultes dépend de l'espèce: *Pelargonium* hydrolyse beaucoup moins que *Heracleum*. L'activité est très faible dans les ébauches foliaires; elle augmente progressivement avec le vieillissement du limbe. Etant donné la quantité très faible de tissus nécessaires à une mesure, la méthode permet de mesurer la variation, non seulement en effectuant des prélèvements au même moment sur des diverses feuilles de plus en plus âgées d'une même plante, mais encore en suivant au jour le jour, sans la détruire, la même feuille au cours de son vieillissement (figure 4).

On peut même entreprendre la recherche d'éventuelles différences dans l'activité de la chlorophyllase, dans une même journée et dans une même feuille. Nos premiers résultats, rapportés Tableau 4, semblent indiquer des fluctuations.

Résumé

L'auteur expose une méthode nouvelle de mesure de l'activité de la chlorophyllase. La méthode est basée sur la séparation des pigments et des produits de l'hydrolyse par chromatographie sur papier. Elle permet de travailler avec une quantité faible de tissus frais (environ 100 mg) et sa précision est

satisfaisante. En l'utilisant, l'auteur a retrouvé la plupart des résultats obtenus antérieurement, par des méthodes se rapprochant de celle de Willstätter et Stoll (1913).

Nous remercions vivement le Prof. Doct. D. Müller, de Copenhague, dans les laboratoires duquel ce travail a été effectué, pour l'aide précieuse et les conseils qu'il nous a prodigués. — Nous remercions également l'Institut de Recherches scientifique appliquées à l'Industrie et à l'Agriculture (I.R.S.I.A.) — Belgique, qui nous a soutenu par l'octroi d'une bourse.

Auteurs cités

- Bauer, L.: Die Trennung der Karotinoïde und Chlorophylle mit Hilfe der Papierchromatographie. — *Naturwiss.*, 39: 88. 1952.
- Harris, D. & Zscheile, F.: Effects of solvent upon absorption spectra of chlorophylls a and b; their ultraviolet absorption spectra in ether solution. — *Bot. Gaz.*, 104: 515. 1943.
- Mayer, H.: Untersuchungen über die Chlorophyllase. — *Planta*, 11: 294. 1930.
- Sironval, C.: A propos du métabolisme de la chlorophylle dans la feuille (ses rapports avec la floraison). — *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 85: 285. 1953 a.
- A propos de la chromatographie sur papier de la chlorophylle et des caroténoïdes des feuilles. — *Arch. Intern. Phys.*, 41: 563. 1953 b.
- Weast, C. A. & Mackinney, C.: Chlorophyllase. — *Journ. Biol. Chemistry*, 133: 551. 1940.
- Willstätter, R. & Stoll, A.: Untersuchungen über Chlorophyll. — Berlin, 1913.
- Zscheile, F. & Comar, C.: Influence of preparative procedure on the purity of chlorophyll components as shown by absorption spectra. *Bot. Gaz.*, 102: 463. 1941.

A propos de la chromatographie sur papier de la chlorophylle et des caroténoïdes des feuilles, par C. SIRONVAL
(Laboratoire de Physiologie végétale de l'Université de Liège et Centre de Recherches des Hormones végétales de l'I.R.S.I.A.).

Un travail de BAUER (1952) montre la possibilité de séparer sur papier les constituants d'un mélange de caroténoïdes et de chlorophylles. Nous avons adapté la méthode de cet auteur à la recherche directe de ces substances à partir du tissu frais.

Nous écrasons sur le papier 4 à 6 lambeaux de tissus frais prélevés à l'emporte-pièce et ayant chacun 0.25 cm² de surface, de manière à constituer la tache de départ du chromatogramme. Nous développons ensuite par le mélange benzène pur : éther de pétrole léger : acétone (10 : 2.5 : 2). Le chromatogramme est descendant. Le développement se fait dans un récipient adéquat en verre dont l'atmosphère est saturée d'éther de pétrole. La séparation est satisfaisante lorsque le front a parcouru 40 cm. environ.

On trouve, en front de solvant, les carotènes qui restent groupés. Plus haut, se situent les xanthophylles parfaitement séparées, au nombre de deux ou trois selon les échantillons. Plus haut encore, les chlorophylles *a* et *b*, nettement distinctes l'une de l'autre : vers le bas, la chlorophylle *a*, vers le haut, la chlorophylle *b*.

Les zones formées sur le papier ont un *R_f* qui dépend de la concentration en pigments. Le *R_f* est d'autant plus élevé que la quantité des pigments (ou de lambeaux de tissus écrasés) est élevée. Ceci semblerait indiquer que la séparation se produit par adsorption vraie.

Le découpage des zones et leur élution dans le chloroforme permet d'obtenir des résultats quantitatifs. On constate que la quantité d'un pigment donné, séparée sur le papier, augmente proportionnellement avec le nombre de lambeaux utilisés, à condition que ces lambeaux proviennent des mêmes feuilles (de même âge, de même rang sur la plante) et appartiennent à des plantes cultivées en même temps, dans le même milieu. Ceci est d'autant plus étonnant qu'une certaine quantité de pigments reste retenue dans les tissus écrasés au sommet du chromatogramme et n'est jamais entraînée par le solvant, même lorsque la quantité de ces tissus est très faible.

Si on examine séparément, d'une part, ce qui reste dans les tissus et, d'autre part, ce qui est entraîné, on est amené à constater que la proportion des pigments entraînés est une constante pour un type de tissu donné. Ainsi, cette proportion est toujours élevée lorsque les tissus proviennent d'une feuille jeune, en train de croître ; elle est beaucoup plus basse si la feuille est largement étalée ; mais elle s'élève à nouveau dans les vieilles feuilles. Ceci indique que l'état de fixation du pigment dans le limbe varie avec l'âge de la feuille.

BIBLIOGRAPHIE

BAUER, L. (1952). — *Naturwiss.*, 39, 88.

Influence of Day-length on Nodule Formation in *Soja hispida* by a Specific *Rhizobium* Strain

EXPERIMENTS have been carried out upon the action of day-length on the formation of nodules by a specific *Rhizobium* strain. Two different varieties of *Soja hispida* (Capitole and Kouban 0375) were used. In each case, four series were made: two were exposed to an 8-hr. day, and the other two to a 16-hr. day. Both for the 8- and the 16-hr. day, one group was sown with the specific *Rhizobium*, the other being sown without the *Rhizobium* (control). The temperature of the room was maintained at 20° C. during the whole experiment in the phytotron installation at Liège. Artificial light was given by six fluorescent 'Phytor' lamps at 65 cm. from the soil (4,500 lux at the soil surface).

It was observed that the *Rhizobium* was able to colonize perfectly the roots of plants in the case of the 16-hr. day, whereas for an 8-hr. day colonization remained very feeble.

With a 16-hr. day, heavy and numerous nodules functionally effective, developing a dark red colour in the internal tissue, were obtained. On the contrary, for an 8-hr. day, nodules were rare and very small; the colour of the inside tissue was pink only for the largest of them; in one experiment, there was total absence of nodules with an 8-hr. day (Fig. 1).



Fig. 1. (A) Roots of plants in 8-hr. day, without *Rhizobium*. (B) Roots of plants in 8-hr. day, with *Rhizobium* (no nodules are formed). (C) Roots of plants in 16-hr. day, without *Rhizobium*. (D) Roots of plants in 16-hr. day, with *Rhizobium* (heavy and numerous nodules are formed; indicated by the arrows)

It appears that the day-length to which the leaves of the plants are exposed—in other words, the functioning of the leaves—has an influence on nodule formation by a specific *Rhizobium* and specially on the functional effectiveness of the nodules.

CH. BONNIER

C. SIRONVAL

Institut agronomique de
l'État à Gembloux.

Institut de Botanique et
Centre de Recherches des
Hormones végétales,
I.R.S.I.A., Liège.

Sept. 7.

Nouvel essai de production de Fraises en hiver dans les conditions de la pratique

par R. LEMAÎTRE et C. SIRONVAL.

Centre de Recherches du Fraisier - I.R.S.I.A. (Tihange),
Centre de Recherches des Hormones Végétales - I.R.S.I.A. (Liège)
et Laboratoire de Physiologie végétale de l'Université de Liège.

ES TRAVAUX effectués ces dernières années sur la floraison du Fraisier, à l'Institut de Botanique et au Centre des Hormones Végétales de Liège (S. I. A.), ont abouti à la proposition d'une méthode pour le forçage d'hiver des fraisiers à gros fruits (voir C. SIRONVAL : *Bull. Hort. Liège*, n° 5, Vol. IX, mai 1953).

Durant l'automne et l'hiver 1953, nous nous sommes entrepris à Tihange, dans les conditions du praticien, un essai d'application de la méthode à la production des fraises d'hiver, en pleine terre, sous serre roulante. Le but de l'essai était de se rendre compte de l'efficacité et de la rentabilité de la pratique du mode de culture proposé.

La culture d'hiver des Fraisiers peut être intéressante puisqu'il s'agit de produire des fraises *fraîches* aux environs de Noël et du Nouvel An, à une époque où les grands restaurants des villes sont clients possibles.

Comme nous n'avions pas de budget spécial et que nos ressources étaient limitées, nous avons obtenu en prêt le matériel nécessaire.

Nous tenons à remercier :

M. le Professeur R. BOUILLENNE et M. FOUARGE, de l'Institut de Botanique du Centre des Hormones Végétales à Liège, qui ont fourni les armatures, les tubes « Phytor C. R. H. Lg. » mis au point par eux (voir R. BOUILLENNE et M. FOUARGE : *Bull. Hort. Liège*, n° 3, Vol. IX, mars 1953) ainsi qu'une partie du matériel électrique ;

M. Finet et Fils de Charleroi qui nous ont permis de disposer gracieusement d'une serre roulante de leur construction ;

Les Ateliers de Constructions Electriques de Charleroi (division câblerie) qui ont prêté les câbles électriques chauffants ;

M. le Directeur général et le Sous-Directeur, M. Martin, de l'Association Liégeoise d'Electricité qui ont installé une conduite provisoire très complète et ont fourni le courant à prix réduit ;

M. HABRAN, Conseiller d'Horticulture de l'Etat à Liège, qui a grandement facilité l'exécution de notre essai.

I. - MATÉRIEL.

Une serre roulante de 3×4 m, hauteur au centre : 1 m.

36 armatures pour montage des tubes.
3 phytorels à 4 tubes.

48 tubes « Phytor C. R. H. Lg. » de 40 Watts.

75 m de câble chauffant aérien à 74 W par m.

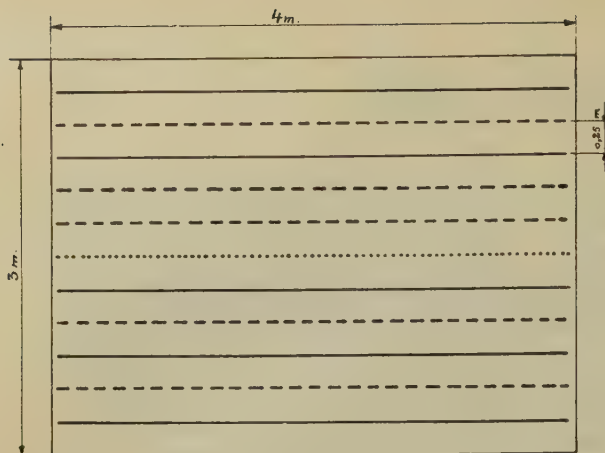
50 m de câble chauffant souterrain à 30 W par m.

2 compteurs électriques - 3 start-stop - 1 thermostat - 1 hygromètre - 1 thermomètre enregistreur - 1 petit ventilateur électrique.

II. - DISPOSITION DES PLANTES, RÉGIME D'ÉCLAIRAGE ET TEMPÉRATURE UTILISÉE.

Le 10 août 1953, la mise en place des fraisiers est réalisée suivant le plan du schéma n° 1.

Les lignes de 4 m de long, sont distantes de 0,25 m et comptent chacune 20 plantes. Tous les fraisiers de l'essai sont des plantes ordinaires, originaires des cultures de la région. On a chaque fois pris pour une même variété des



SCHEMA 1. — La disposition des sers en expérience.

- ← Deutsch Evern 2 ans.
- ← Deutsch Evern 1 an.
- ← Triomphe de Tihange (fausse) 2 ans
- ← Triomphe de Tihange (fausse) 1 an
- ← Triomphe de Tihange 1 an.
- ← (Triomphe de Tihange 2 ans).
- ← Triomphe de Tihange 2 ans.
- ← Surprise des Halles 1 an.
- ← Surprise des Halles 2 ans.
- ← Madame Moutot 1 an.
- ← Madame Moutot 2 ans.

plantes de 1 an (une ligne) et des plantes de 2 ans (une autre ligne).

Une ligne, celle du milieu (en pointillé sur le schéma 1) a été exceptionnellement repiquée le 20 octobre 1953.

Le 27 octobre 1953, on commence le forçage. A cet effet, on amène sur les plantes la serre roulante décrite plus haut. A partir de cette période, une lumière supplémentaire est donnée, de même que de la chaleur.

a) L'ÉCLAIRAGE SUPPLÉMENTAIRE.

La serre est pourvue des tubes « Phytor C. R. H. Lg. », fabriqués par les A. C. E. C. Les tubes sont suspendus à l'armature de la serre à plus ou moins 22 cm du sol, parallèlement à ce dernier, de manière à couvrir toute la surface cultivée sous la serre. Deux types de montage sont utilisés :

1) En (A), schéma 2, les tubes sont

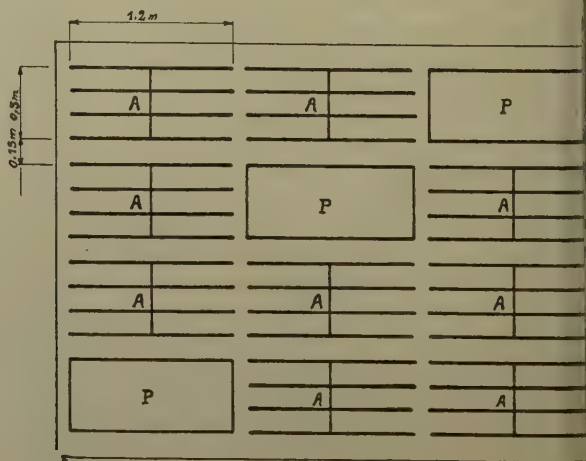
montés sur des lattes en bois ; la distance entre les axes des tubes étant de 175 mm. C'est le montage que nous désignons dans le texte par « armatures de bois (A) ».

2) En (P), schéma 2, les tubes sont insérés dans des phytorels, appareils spécialement conçus par les A. C. E. C. pour l'usage horticole et qui sont munis de flecteurs. C'est le montage « Phytorel (P) ».

Des interrupteurs automatiques (Stop) ouvrent et coupent le circuit d'alimentation de l'éclairage aux heures voulues. Pendant toute la durée de l'expérience, l'éclairage est donné de 6 à 16 heures, soit pendant 16 heures par jour.

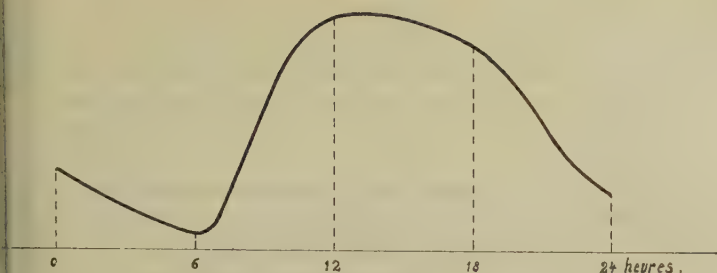
b) LA TEMPÉRATURE DE FORÇAGE.

Le chauffage est assuré par un câble souterrain, enterré à une profondeur plus ou moins 20 cm entre chaque ligne de fraisiers. Des câbles aériens sont é



SCHEMA 2. — La disposition des lampes et leurs montages. Armatures de bois (A) et phytorels (P) sur les fraisiers.

DIAGRAMME 1. — Les fluctuations de la température de l'air au cours des cycles de 24 heures au début de l'expérience.



ent disposés ; ils sont divisés en trois nents et étendus sur un treillis accro- à l'armature de la serre, à 0,80 m ron de la surface du sol (au-dessus tubes).

n thermostat réglable est intercalé s le circuit d'alimentation d'un des nents chauffant aériens, de sorte que empérature à l'intérieur de la serre amenée facilement au degré désiré l'expérimentateur.

our assurer une meilleure répartition a chaleur, un petit ventilateur est ins- à l'intérieur de la serre.

a température du sol, à 20 cm de pro- leur, est maintenue continuellement à

Au début de l'expérience, les tempé- res de l'air varient de 7 à 22°, suivant cycle journalier donné au diagramme celui-ci tend à reproduire la courbe températures enregistrées normale- t au début de mai, au moment de la ne floraison des fraisiers à l'air libre, culture ordinaire. Dans la suite, le me des températures est quelque peu ifié ; nous l'indiquons dans le texte. l'alimentation électrique de l'éclairage contrôlée par un compteur monophas- celle du chauffage, par un triphasé.

- RÉSULTATS.

ès le départ du forçage, le 27 octobre, olantes font de nouvelles feuilles sous armatures de bois (A) ; les feuilles ent petites et vert foncé. Les pre- res fleurs s'épanouissent le 8 novem- sur 3 plantes de « Triomphe de Ti- ge », 2 ans ; les hampes florales ne ongent pas ; les fleurs sont frêles et ent cachées sous le feuillage. Les frai- s poussent peu.

e 12 novembre, des fleurs apparaissent les armatures de bois (A), sur quel-

ques plantes « Deutsch Evern », 2 ans, et sur les « Triomphe de Tihange », 2 ans, repiquées le 20 octobre. Elles sont égale- ment petites et leurs hampes courtes ; les étamines s'ouvrent difficilement et il y a peu de pollen.

Sous les Phytorels (P), par contre, les plantes de « Triomphe de Tihange » et de « Triomphe de Tihange » (fausse), ainsi que quelques « Deutsch Evern », gran- dissent *vigoureusement tout à fait comme dans les conditions normales, en avril*. Elles forment une ou deux feuilles bien larges, vert tendre, et à long pétiole, mais elles ne fleurissent pas.

Le 25 novembre, les plantes sous Phyto- rels (P) sont devenues vraiment belles ; elles forment une troisième et une qua- trième nouvelle feuille normale ; le bour- geon floral s'allonge, absolument comme au printemps. Certaines plantes commen- cent à fleurir. Les premières fleurs sont grosses.

Bientôt, les fraisiers poussant sous les Phytorels (P) font figure de géants par- mi les autres, qui, sous les armatures en bois (A), grandissent mal (fig. 1).

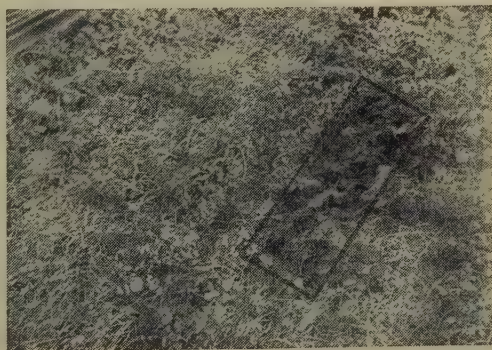


Fig. 1. — Le rectangle entoure les fraisiers placés sous phytorels (P). On voit qu'ils se distinguent nette- ment des autres, placés sous armatures de bois (A).

Le 30 novembre, tout est en fleur dans l'ensemble ; la floraison des plantes sous Phytorels (P) a rattrapé celle des plantes sous armatures de bois (A). Il y a, en ce moment, pénurie de bon pollen pour féconder les premières fleurs, normalement unisexuées, des « Triomphe de Tihange » sous Phytorels (P). Les fleurs des autres fraisières, munies de pollen, ont en effet leurs anthères qui s'ouvrent difficilement. Ce fait est peut-être en rapport avec la faible humidité relative de l'air à l'intérieur de la serre qui varie entre 30 et 50 % pendant le jour. Nous avons vainement essayé d'élever le degré hygrométrique à 80 % (taux normal), mais, tout de suite après un bassinage, des condensations importantes sur les vitres font baisser rapidement le taux d'humidité.

A partir du 1^{er} décembre, les fruits commencent à se former. Nous augmentons légèrement la température pour atteindre 25° au maximum et 9° au minimum, conditions normales dans la nature lors de la fructification.

Le 11 décembre, tous les fraisières de l'essai sont fleuris, sauf la plupart des « M^{me} Moutot » (variété tardive) qui sont en boutons.

Le diagramme 2 résume l'allure de la floraison dans les variétés essayées.

Il est donc possible de faire fleurir normalement des fraisières en novembre-décembre, sans autre artifice que de leur apporter, à partir de la mi-octobre, 16 heures de lumière suffisamment forte et

de qualité convenable (par exemple celle des tubes Phytors sous les Phytorels) ainsi que de la chaleur. Dans les conditions de notre essai, et pour les variétés hâtives, il a fallu plus ou moins de jours de traitement (lumière, chauffage) pour obtenir la pleine floraison.

La fructification a commencé au début de décembre. La première petite fraise cueillie le 8 décembre, d'une plante « Triomphe de Tihange » de 2 ans.

Le 15 décembre, on récolte trois fraises sur cette même variété et sur « Surprise des Halles », de 1 an. Le 22, nous cueillons un fruit sur « Deutsch Evern » 2 ans, deux sur « Triomphe de Tihange » 1 an et six sur « Triomphe de Tihange » 2 ans.

A partir du 23 décembre, les températures sont encore augmentées pour obtenir un cycle avec un maximum de 30° le jour et un minimum de 15° la nuit. Les fraises sont comptées et pesées, ligne par ligne ; les fruits des plantes poussant sous les Phytorels (P) sont cueillis et pesés part.

Le 30 décembre, la récolte a débuté dans toutes les lignes, sauf pour les « M^{me} Moutot », qui ne donnent des fruits que à partir du 16 janvier.

Les cueillettes sont effectuées successivement le 30 décembre 1953, le 8 janvier et le 23 janvier 1954.

Les rendements sont indiqués au tableau I :

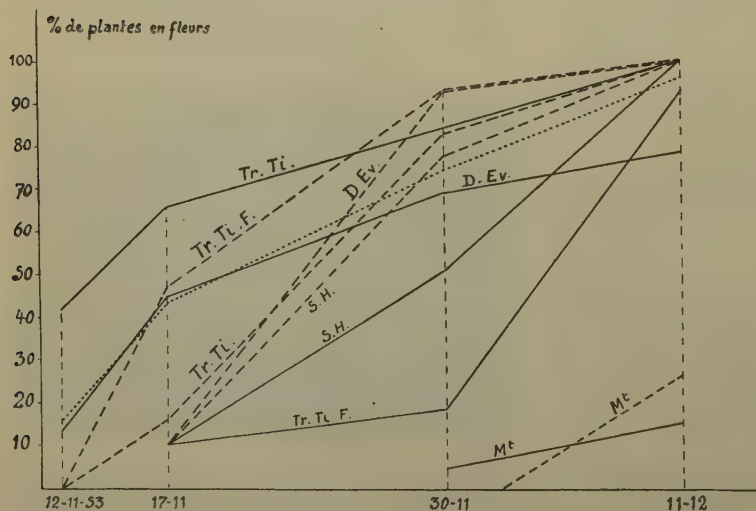


DIAGRAMME 2. — Ligne de la floraison des espèces étudiées.

Tr. Ti. = Triomphe de Tihange.

Tr. Ti. F. = Triomphe de Tihange fausse.

D. Ev. = Deutsch Evern.

S. H. = Surprise des Halles.

Mt. = Madame Moutot.

Pour chaque variété trait pleine, les plantes de 2 ans ; en trait intermédiaire, les plantes de 1 an.

La courbe pointillée présente la ligne de Triomphe de Tihange de 2 ans mises exceptionnellement en place le 20 octobre à la disposition des plantes.

TABLEAU I.

		Nombre moyen de fraises par plantes	Rendement moyen par plantes (Grammes)	Poids moy. des fraises (Grammes)
Deutsch Evern, 2 ans	} sous armature de bois (A)	0,56	1,94	3,44
Deutsch Evern, 1 an		0,5	1,69	3,67
Deutsch Evern, 1 an, sous Phytorel (P)		2,72	10,15	2,68
Tr. de Tih. (fausse), 2 ans	} sous armature de bois (A)	1,71	3,65	2,14
Tr. de Tih. (fausse), 1 an		3,82	8,55	2,24
Tr. de Tih. (fausse), 1 an, sous Phytorel (P)		6,6	21,7	3,3
Tr. de Tih., 2 ans (repiquées le 20-10-53)		2,84	4,8	1,7
Tr. de Tih., 2 ans	} sous armature de bois (A)	3,9	7,37	1,89
Tr. de Tih., 1 an		4,17	10,6	2,54
Tr. de Tih., 1 an, sous Phytorel (P).		8,15	27,9	3,42
Surprise des Halles, 2 ans	} sous armature de bois (A)	3,9	6,95	1,78
Surprise des Halles, 1 an		4,28	10,55	2,47
M ^{me} Moutot			récolte trop tardive, résultats incomplets.	

if chez la « Deutsch Evern » où il pas de différence nette, les fraisiers an ont donné chaque fois un rende- supérieur à ceux de 2 ans, chez la omphe de Tihange » (fausse), la omphe de Tihange » (vraie), la prise des Halles » (comparer les 5, 9 et 12 de 1 an, avec 4, 8 et 11 ans, tableau I).

confrontation entre les séries 7 et 8 bleau I indique en outre qu'un repi- es des plants juste avant le forçage uisible : la série 8, repiquée le 10 est meilleure que la série 7 repiquée octobre.

fin, on remarque, en comparant au au I les séries 2, 5 et 9 [sous arma- de bois (A)] avec les séries 3, 6 et ous Phytorel (P)] que la récolte des es sous Phytorel (P) est toujours ment plus élevée que sous armature ois (A). Le rendement moyen par e, qui chez les « Deutsch Evern » an est, sous les armatures de bois de 1,69 gr., passe à 10,15 gr., sous orel (P). De même, les « Triomphe ihange » (fausse) d'un an donnent, armature de bois (A), 8,55 gr., par te, contre 21,7 gr. sous Phytorel (P). tte dernière récolte est la meilleure. indique qu'à condition de bien choi- variété, le rendement sous Phytorels atteindre 30 gr. par plante, en cul- forcée d'hiver.

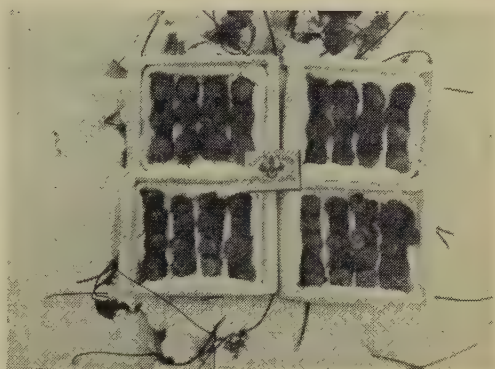


FIG. 2. — Voici, sur la neige, quatre caissettes de fraises cueillies le 8 janvier 1954. Comparer la dimension des fruits avec la boîte d'allumettes.

Le 23 janvier, la récolte est pratiquement terminée sur les variétés hâtives. Seule « M^{me} Moutot » a la plupart de ses fruits non mûrs. Par raison d'économie, nous arrêtons l'essai à cette date.

La figure 2 représente quatre caissettes de fraises recueillies.

IV. - CONCLUSIONS.

1. Il est possible de produire, chez nous en Belgique, des fraises pour la Noël et le Nouvel An. Pour cela il convient de procéder comme suit :

a) Repiquer, au début de juillet, des plants d'un an appartenant à des variétés hâtives convenables possédant du bon pollen, bien sélectionnées et vigoureuses ;

b) Commencer le forçage vers le 15 octobre ;

c) Pour le forçage, amener une serre roulante sur les plantes, éclairer pendant 16 heures par jour à l'aide d'une lumière étudiée et suffisamment forte. Avec montage Phytorel - tubes Phytor (C.R.H.Lg.), il faut une puissance d'environ 270 Watts par m² ;

d) Maintenir la température de manière à atteindre des valeurs élevées l'après-midi (20 à 30° C.) et basses pendant la nuit (5 à 10° C.).

2. Notre expérience indique en outre d'une façon très nette que :

a) *Dans le forçage d'hiver, l'éclairage convenable, suffisamment intense, des fraisiers est un facteur absolument essentiel.*

Les fraisiers, sous les appareils Phytorels (P) munis de réflecteurs renforçant l'intensité de la lumière reçue par les plantes, produisent à peu près deux fois plus de fraises que ceux placés sous les armatures de bois (A). Sous les Phytorels, les rendements totaux sont trois fois plus élevés qu'ailleurs ; les poids moyens des fruits sont supérieurs ; les fraises sont

belles, certaines atteignent le poids de 17 gr. (Triomphe de Tihange, 1954) ; elles sont bien colorées, sucrées et parfumées ;

b) *Pour le forçage il faut préférer les plantes jeunes d'un an à de plus âgées ; ces dernières portent toujours de petits fruits ;*

c) *Un repiquage hâtif est de rigueur.* A notre avis, les plantes doivent être mises en place pour le 15 juillet au plus tard.

Il est vraisemblablement important de pouvoir *maintenir le degré hygrométrique de l'air à un niveau élevé*. Si nous avons pu réaliser un taux d'humidité normal de 80 %, les fruits auraient probablement plus gros et la végétation meilleure.

Nous croyons pouvoir affirmer qu'en affinant la méthode, les rendements du forçage d'hiver peuvent être aussi élevés que ceux du forçage normal d'avril ; ils sont parfaitement rentables.

Remarquons toutefois que les conditions de la culture sont favorables au développement des maladies cryptogamiques et qu'il faut dès lors bien surveiller l'état sanitaire des plantes forcées.



BOTANIQUE

**Expériences sur le développement de *Cannabis sativa* L.
(sexualité et pigments foliaires) à température constante
et sous différents régimes de Photopériodisme,**

par C. CHEUVART (*).

Assistant à l'Institut Botanique de l'Université de Liège.

Résumé. — Travaillant dans le Phytotron de Liège, en milieu parfaitement conditionné et en lumière artificielle d'intensité et de qualité constantes, l'auteur étudie la croissance de *Cannabis sativa* L., en deux types de photopériode : jours courts de 8 heures ; jours longs de 16 heures.

Il confirme que les jours courts induisent la féminisation des plantes mâles qui deviennent hermaphrodites.

Il dose les pigments foliaires dans les feuilles successives des individus expérimentés en liaison avec le développement et le sexe ; il démontre que la floraison coïncide avec un abaissement de la teneur en pigments dans les limbes. Cet abaissement affecte surtout la chlorophylle *a*.

L'auteur suggère que la diminution de la teneur en chlorophylle au moment de la floraison pourrait être due à une activité hydrolytique plus grande de la chlorophyllase.

Le problème de la détermination du sexe chez les végétaux dioïques a été l'objet de nombreux travaux. Certains auteurs ont cherché à modifier les sexes en agissant sur les conditions de culture. D'autres ont essayé de définir les différences morphologiques et physiologiques que l'on peut observer entre les individus mâles et les individus femelles. C'est dans cette catégorie de travaux que se situent les recherches bien connues de R. et M. BOUILLENNE sur *Mercurialis annua*. Ces recherches ont montré, pour la première fois, que des différences sensibles

(*) Présenté par R. BOUILLENNE. Séance du 6 novembre 1954.

existent entre les mâles et les femelles quant à la teneur en sucre de leurs tissus et au métabolisme respiratoire.

Le Professeur R. BOUILLENNE a depuis ces recherches orienté divers élèves dans le sens de l'étude du déterminisme du sexe. L. GHENNE, M. FOUARGE et d'autres ont étudié la Mercuriale, PETIT a étudié le Chanvre et nous avons nous-même été chargé d'une étude concernant cette plante.

Le Chanvre est une plante, qui, dans les conditions normales de culture, est dioïque. Les individus sont mâles ou femelles.

En 1912, J. TOURNOIS a démontré que l'on peut modifier les caractéristiques sexuelles de *Cannabis Sativa*; il suffit de semer les graines de Chanvre à une époque tout à fait anormale en semis précoce, par exemple, avant l'hiver. Dans ces conditions, les plantes fleurissent très tôt et sont alors non plus mâles et femelles, mais hermaphrodites et femelles. TOURNOIS a expliqué ce phénomène en admettant qu'il était dû essentiellement au raccourcissement du jour en automne ou en hiver.

Nous savons maintenant par le récent travail de PETIT, réalisé en milieu conditionné, qu'en jours courts, les chanvres sont hermaphrodites et femelles; en jours longs, ils sont mâles ou femelles.

Le travail de TOURNOIS ne nous disait pas si ce sont les mâles en jours longs qui sont hermaphrodites en jours courts? Cette question a été abordée par SCHAFFNER en 1923 et par PETIT en 1952.

D'après SCHAFFNER, les mâles et les femelles peuvent devenir les uns et les autres hermaphrodites en jours courts; d'après PETIT, il n'y a que les mâles qui peuvent se féminiser. PETIT a, d'autre part, fourni toute une série d'informations sur le type de développement des chanvres en 8 et 16 heures de jour, dans les conditions strictement contrôlées et automatiquement maintenues constantes du Phytotron de l'Université de Liège et de l'I. R. S. I. A.

Les expériences de PETIT sont très intéressantes en ce que ce chercheur a attiré l'attention sur les intensités très différentes de la coloration verte des feuilles suivant la photopériode appliquée. Il y a notamment un cas tout à fait extraordinaire, c'est le cas d'un transfert de jours courts en jours longs au moment de

la floraison en jours courts. Dès après le transfert, la floraison s'arrête, la croissance reprend vigoureuse et les plantes transférées forment coup sur coup des nouvelles feuilles géantes et malformées. Ces feuilles sont d'un vert très foncé indiquant une teneur en chlorophylle vraisemblablement très élevée.

Cette observation de PETIT est le point de départ de notre travail. A la suite de quelques essais préliminaires, nous en sommes arrivé à nous demander s'il n'existait pas une relation entre la teneur en chlorophylle, la longueur de la photopériode, le développement et le sexe.

Nous avons d'abord vérifié les données de PETIT et ensuite nous avons entrepris d'étudier quantitativement les pigments dans les feuilles de *Cannabis sativa* L.; dans cet exposé, nous nous attacherons exclusivement aux chlorophylles qui nous ont donné les résultats les plus nets.

* * *

Pour la vérification des travaux de PETIT, nous avons utilisé les mêmes conditions expérimentales que lui. Nous avons semé deux séries de chanvre sur du terreau léger et nous les avons placées dans le Phytotron à température constante de 20° C., dans une humidité relative de 80 % et sous un éclairage artificiel. Cet éclairage est réalisé par 16 tubes fluorescents Phytor I. C. R. H. Lg. disposés à 40 cm. des plantes.

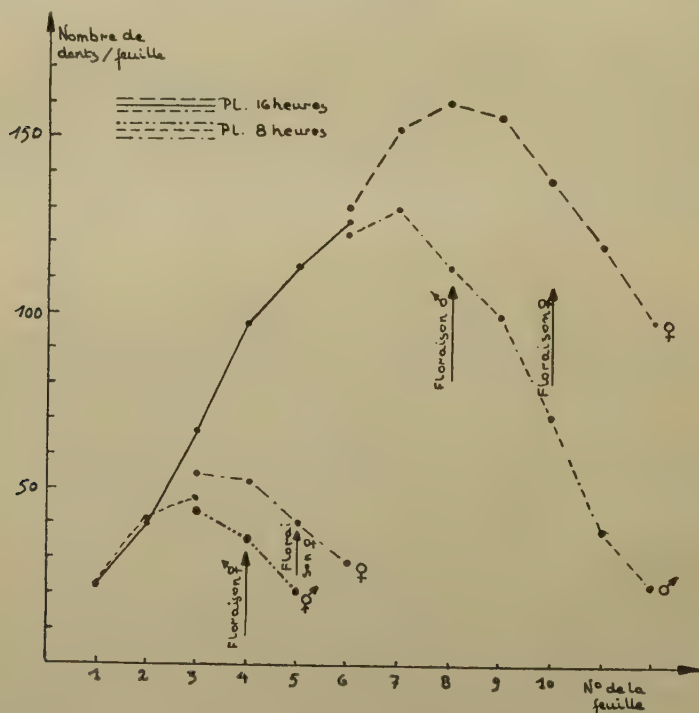
Ces tubes Phytor ont été mis au point par R. BOUILLENNE et M. FOUARGE. Ils ont un spectre qui se rapproche de la courbe théorique établie pour la photosynthèse par GABRIELSEN. Ils sont construits par les A. C. E. C. de Charleroi.

Une de nos séries est placée sous un éclairage journalier de 16 heures, l'autre est placée sous 8 heures d'éclairage.

Nous avons constaté qu'en 16 heures de jour, la croissance du Chanvre est rapide, le développement est lent. L'état sexué ne se manifeste que 55 à 65 jours après le semis. 50 % des plantes sont mâles, elles fleurissent les premières; 50 % des individus sont femelles, ils ne fleurissent que 10 jours plus tard.

La différence entre les vitesses de développement chez les mâles et les femelles est marquée par l'évolution de la formule

dentaire des feuilles (1). D'une manière générale, la moyenne dentaire augmente de feuille à feuille jusqu'à un certain niveau à partir duquel elle commence à régresser. Chez les mâles, la régression s'installe à partir du 8^e nœud, chez les femelles, à partir du 10^e nœud. Cette régression coïncide toujours avec la formation des premiers boutons floraux. Les mâles à régression plus rapide fleurissent plus tôt que les femelles à régression plus lente (voir graphique n° 1).



GRAPHIQUE I. — Évolution de la formule dentaire des limbes foliaires des feuilles successives chez *Cannabis sativa* L. cultivés en Phytotron sous éclairage artificiel de 16 heures et de 8 heures.

En 8 heures de jour, la croissance est lente et le développement est beaucoup plus rapide qu'en 16 heures. Les plantes fleurissent dans le mois suivant le semis. Elles prennent un aspect pédocarpique analogue à celui qui a été décrit par GRAVIS chez *Plantago Coronopus*. Elles sont, non plus mâles et femelles, mais herma-

(1) Nous savons, par les travaux de SIRONVAL, que chez le Fraisier, la formule dentaire est une expression du développement.

Cannabis sativa L. etc.

phrodites et femelles ; chacun des sexes étant représenté par 50%.

L'évolution de la formule dentaire est également toute différente. Alors qu'en 16 heures, le maximum de dents par feuilles dépasse 150, en 8 heures, il ne dépasse guère 50.

Chez les hermaphrodites, à floraison plus hâtive, la régression de la formule dentaire s'installe dès la 4^e feuille ; chez les femelles, la diminution ne devient nette qu'à partir de la 5^e feuille ; la floraison est tardive.

Nous avons pu également vérifier que les hermaphrodites en 8 heures sont mâles en 16 heures. Il suffit pour cela de transférer à diverses époques du développement, des plantes de Chanvre de 8 heures en 16 heures et inversement de 16 en 8 heures.

Le Tableau n° 1 résume les différents transferts effectués et les résultats obtenus.

Plantes.	Taille finale.	Epoque floraison.	Sexe.
16 heures.	1,50 - 2,00 m.	55-65 j. ap. sem.	♂ ♀
8 heures.	0,40 - 0,50 m.	25-30 j. " "	♀ ♀
Transférées 8 → 16 h.			
10 j. après semis.	1,50 - 2,00 m.	55-65 j. ap. sem.	♂ ♀
20 j. " "	1,50 - 1,70 m.	70-80 j. " "	♂ ♀
30 j. ap. sem.	1,40 - 1,60 m.	75-90 j. ap. sem.	♂ ♂ ♀ ♀
40 j. ap. sem.	1,40 - 1,60 m.	75-90 j. ap. sem.	♂ ♂ ♀ ♀
Transférées 16 → 8 h.			
10 j. après semis.	0,40 - 0,50 m.	25-30 j. ap. sem.	♀ ♀
20 j. après semis.	0,45 - 0,55 m.	30-35 j. " "	♀ ♀
30 j. ap. sem.	0,70 - 0,85 m.	40-45 j. ap. sem.	[♂-♀] ♀
40 j. après semis.	1,20 - 1,50 m.	50-60 j. " "	[♂-♀] ♀

TABLEAU I. — Délai de floraison et sexe des plantes de *Cannabis Sativa* L., cultivées dans le Phytotron, sous éclairage artificiel : Phytor C. R. H. Lg. ; les unes en 16 heures, les autres en 8 heures et transférées à 4 moments différents de 16 heures en 8 heures et inversement.

Nous voudrions insister spécialement sur les expériences qui nous paraissent les plus significatives. Des plantes qui fleurissent en 8 heures, soit 30 à 40 jours après le semis et qui sont hermaphrodites, sont transférées en 16 heures. Immédiatement après le transfert, elles cessent de fleurir, la poussée végétative reprend vigoureuse. Un mois et demi après le transfert, la croissance ralentit et la plante fleurit à nouveau. Cette fois, les pieds initialement hermaphrodites donnent uniquement des fleurs mâles. Par le transfert en 16 heures, les plantes hermaphrodites sont donc devenues mâles. Par contre, si on transfère des plantes femelles de 8 en 16 heures, elles restent femelles.

On peut réaliser l'expérience inverse. Des plantes cultivées en 16 heures sont transférées en jours courts un mois après le semis. Dans les 10 jours qui suivent le transfert, elles fleurissent. Bien que la floraison se passe en 8 heures, sur 50 % des plantes, les premières fleurs qui apparaissent sont mâles ; mais bientôt au sommet de l'inflorescence, les fleurs nouvelles formées sont typiquement hermaphrodites. Les 50 % restant sont des plantes femelles dont le sexe ne change pas.

Nous sommes donc à même d'affirmer que les hermaphrodites en 8 heures sont les mâles en 16 heures ou, si l'on veut, que seules les plantes mâles en 16 heures sont hermaphrodites en 8 heures.

Ceci confirme entièrement les observations de PETIT et infirme celles de SCHAFFNER.

* * *

En ce qui concerne la couleur des feuilles, nous avons observé comme PETIT, qu'elle est différente en 16 et en 8 heures. Le changement le plus remarquable se produit lorsqu'on transfère des plantes en fleurs de 8 en 16 heures ; la couleur vert pâle des feuilles devient vert foncé, presque noire, aussi bien dans les vieilles feuilles que dans les nouvelles.

Rappelons qu'en 1913, WILLSTÄTTER et STOLL montrent que pour une série d'espèces, la teneur en chlorophylle des limbes est caractéristique de l'espèce. Pour eux, la teneur en chlorophylle varie peu au cours des saisons et en tout cas pas au cours de la journée.

D'autres auteurs cependant sont d'un avis tout différent sur ce dernier point :

Les travaux de BODE sur *Kalanchœ*, de TARANEZ sur *Perilla* et *Spinacia*, de WITHROW et WITHROW, de BANDURSKY et WENT sur la tomate et de SIRONVAL sur le fraisier, indiquent des variations très fortes de la teneur en chlorophylle en fonction de la longueur de jour et de la température, facteurs dont on sait qu'ils varient fortement suivant les saisons. De plus, BUKATSCH d'une part et C. SIRONVAL d'autre part, démontrent l'existence de variations importantes au cours de la journée.

Nous allons exposer brièvement nos résultats, obtenus sur *Cannabis sativa*.

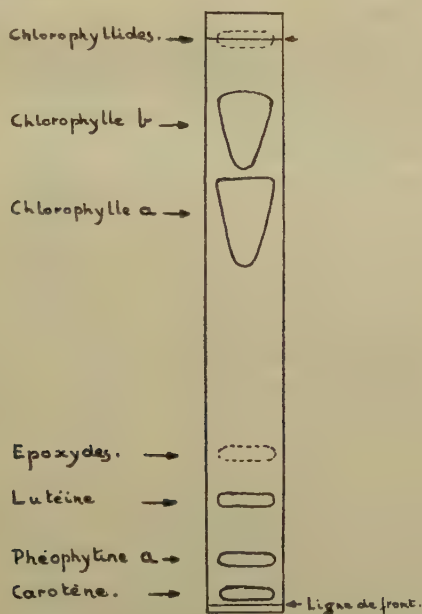


TABLEAU II. — Dessin schématique représentant le résultat de la chromatographie sur papier du contenu pigmentaire des vieilles feuilles.

Les techniques récentes de la chromatographie et de la spectrophotométrie nous ont permis d'utiliser des quantités très faibles de tissu végétal. Pour nos prélèvements, nous avons employé la technique mise au point par SIRONVAL en 1952. Nous avons prélevé à l'emporte-pièce, toujours à la même heure et au même

endroit pour une feuille d'un ordre donné, une même surface de 10 cm² de tissu foliaire. Chaque prélèvement est broyé dans 4 cc d'acétone à 80 %. 2/10 cc de cet extrait sont chromatographiés sur papier Whatman N° 1, dans une atmosphère saturée d'éther de pétrole léger. Le liquide de développement employé est un mélange de benzène, éther de pétrole et acétone anhydre dans la proportion de 10, 2,5 et 2.

Après 3 heures de développement, le chromatogramme révèle la présence de 4 pigments ; chlorophylles *b* et *a*, lutéine et carotènes ; en lumière U-V, on observe en outre une tache fluorescente rouge correspondant à la phéophytine *a*. Dans les feuilles vieilles, on remarque également la présence de chlorophyllides et d'époxydes (voir Tableau II).

Chacune des taches est éluee dans 2,5 cc d'éther sulfurique pour les pigments chlorophylliens ou de sulfure de carbone pour les caroténoïdes. La teneur est finalement mesurée au spectrophotomètre. Toutes les teneurs sont exprimées en gammas/100 cm² et rapportées à une surface foliaire constante de 100 cm². Nous aurions pu les rapporter au poids frais ou au poids sec, mais on sait que le poids frais et le poids sec varient fortement au cours de la journée et, bien que nos prélèvements aient été faits à la même heure, nous avons voulu éviter toutes causes d'erreurs.

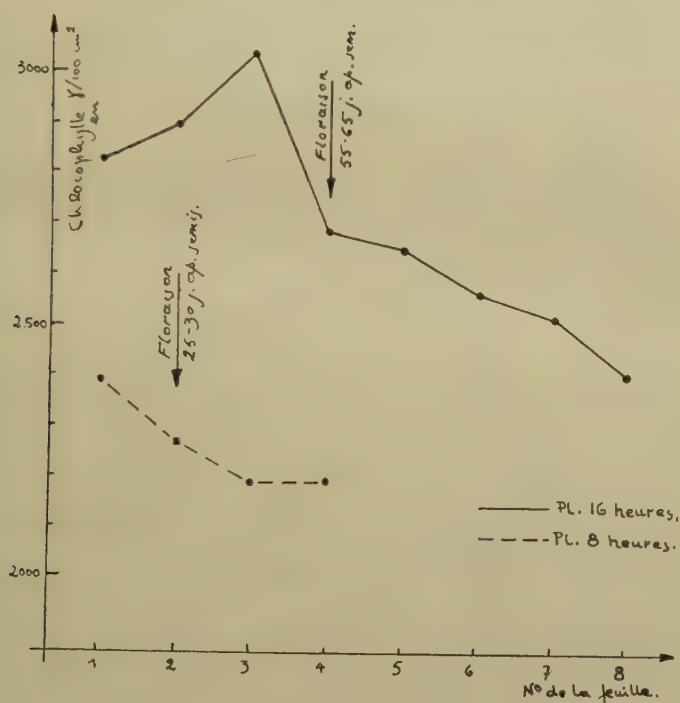
Enfin, la chromatographie nous a permis de doser non seulement la chlorophylle totale mais elle nous a permis également d'étudier les variations relatives des deux chlorophylles.

En 16 heures, dans toutes les feuilles, la teneur en chlorophylle varie au cours de la vie. Pendant sa jeunesse, une même feuille accumule de plus en plus de chlorophylle ; elle atteint un maximum au moment où elle devient adulte c'est-à-dire quand elle a fini sa croissance. Pendant la période de sénescence, la teneur en chlorophylle diminue de plus en plus jusqu'au moment de la fanaison.

Le maximum de teneur en chlorophylle varie de feuille à feuille. En 16 heures, de 2.830 γ /100 cm² dans la première feuille, la teneur maxima s'élève jusque 3.000 γ dans la 3^e feuille. A partir de la 4^e feuille, le taux de chlorophylle s'abaisse brusquement jusqu'à 2.700 puis progressivement jusqu'à 2.400 γ dans la 8^e feuille (voir graphique II).

Des faits analogues sont observés en 8 heures de jour. La teneur en pigments dans une feuille déterminée passe par un maximum quand la feuille est adulte. Mais les maxima enregistrés dans les différentes feuilles successives sont nettement inférieurs à ceux des feuilles homologues de 16 heures.

Dans les deux cas, la courbe des maximum de teneur en chlorophylle présentée par les feuilles s'abaisse en coïncidence avec la floraison.



GRAPHIQUE II. — Teneur en chlorophylle totale dans les feuilles successives de *Cannabis sativa* L., cultivé en lumière artificielle et en Phytotron. Comparaison entre plantes de 16 heures et plantes de 8 heures.

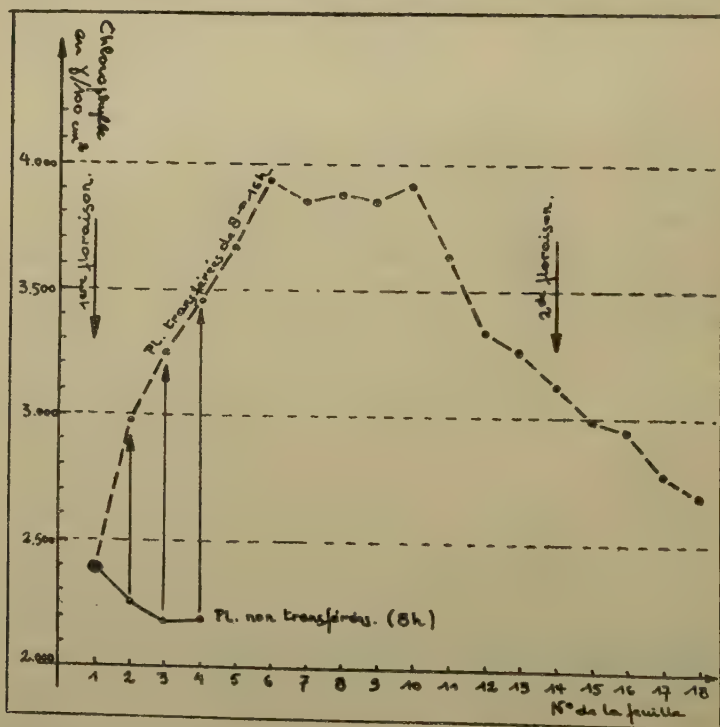
La première feuille en 8 heures, contient un maximum de 2.400 gammas par 100 cm^2 , alors que la feuille homologue en 16 heures en contient 2.830 pour une même surface. La différence se marque encore mieux dans les feuilles suivantes ; ainsi, pour la 3^e feuille, la différence est de l'ordre de 800 gammas.

Nous avons vu qu'en 16 heures, la teneur maxima augmentait

de feuille à feuille jusqu'à la 3^e. Dans les plantes de 8 heures, partant de 2.400 gammas dans la 1^{re} feuille, il n'y a pas d'augmentation de feuille à feuille, mais bien au contraire la teneur en chlorophylle est en diminution constante dès la 1^{re} feuille.

En résumé, dans les plantes de chanvre cultivées en 16 h. la teneur augmente jusqu'à la 3^e feuille, la floraison s'installe tardivement. En 8 h. de jour, il n'y a pas d'augmentation correspondant à la phase végétative, mais au contraire une diminution constante et les plantes fleurissent très tôt.

Il existe donc une relation nette entre l'abaissement de la teneur en chlorophylle et le déclenchement de la floraison.



GRAPHIQUE III. — Évolution de la teneur en Chlorophylle totale dans les feuilles successives de *Cannabis sativa* L., chez les plantes transférées de 8 heures en 16 heures, au moment de leur floraison en 8 heures.

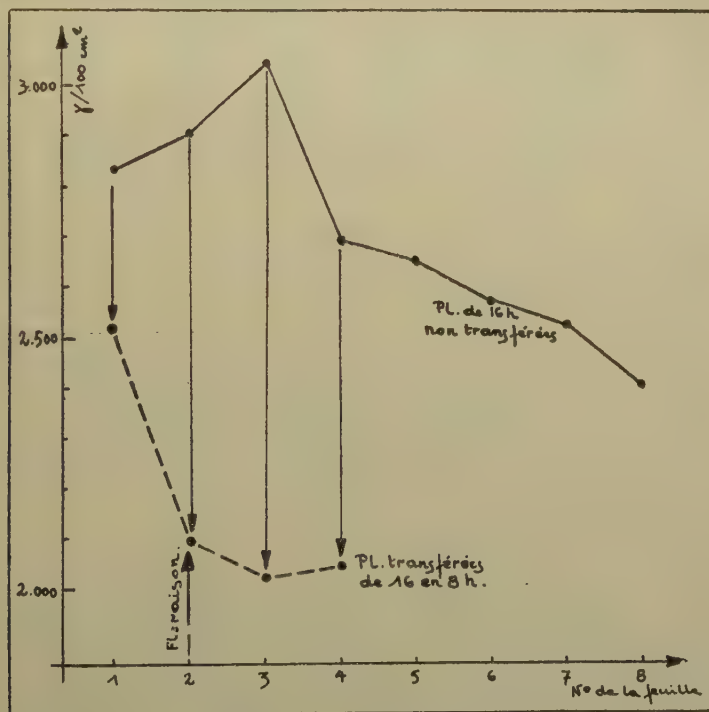
Pour vérifier cette relation, deux voies s'ouvrent devant nous :
1^{re} voie. Nous pouvons retarder ou accélérer la floraison en

modifiant la longueur de jour à divers stades de développement. La teneur en chlorophylle se modifie-t-elle parallèlement ?

2^e voie. Nous savons que les plantes mâles ou hermaphrodites fleurissent plus tôt que les femelles. La teneur en chlorophylle chez les mâles ou chez les hermaphrodites évolue-t-elle autrement que chez les femelles plus tardives ?

1) Voyons d'abord les expériences de transfert. Des plantes de 8 heures en fleurs sont transférées en 16 heures. Aussitôt, les fleurs tombent mais la teneur en chlorophylle augmente (graph. III). Aussi longtemps qu'elle augmente, il n'y a pas de floraison, mais dès que le taux de chlorophylle diminue, une seconde floraison apparaît.

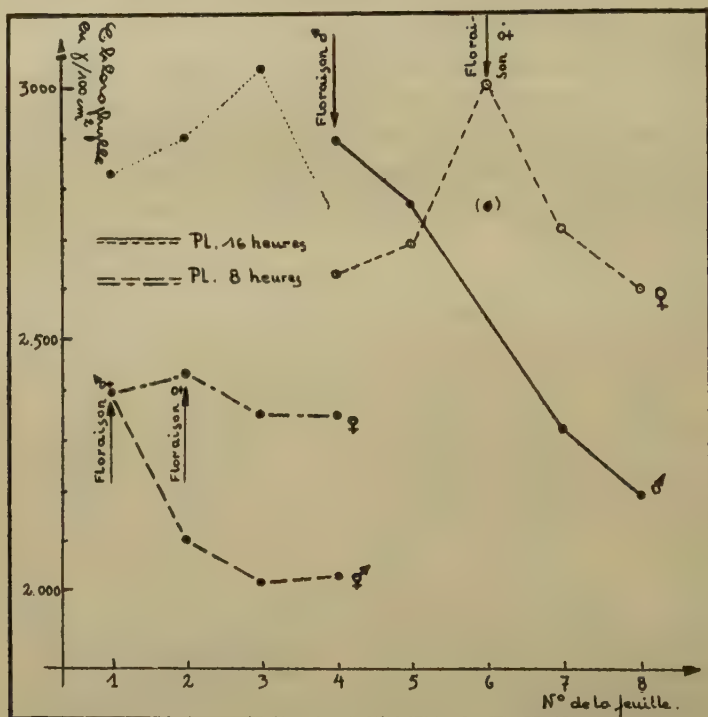
Inversement (graph. IV), si on transfère de 16 h. en 8 heures, des plantes cultivées pendant 20 jours en 16 heures, immédiatement



GRAPHIQUE IV. — Évolution de la teneur en Chlorophylle totale, dans les feuilles successives de *Cannabis sativa* L., chez les plantes transférées de 16 heures en 8 heures, 20 jours après le semis fait en 16 heures.

la teneur en chlorophylle s'abaisse et la floraison de tous les individus apparaît endéans les 10 jours qui suivent le transfert.

2) Examinons maintenant séparément les teneurs en chlorophylle chez les deux sexes (graph. V).



GRAPHIQUE V. — Évolution de la teneur en Chlorophylle totale dans les feuilles successives des plantes mâles et femelles de *Cannabis sativa* L., cultivées en 16 heures et des plantes hermaphrodites et femelles cultivées en 8 heures de lumière artificielle et en Phytotron (En pointillé, les plantes de 16 heures non encore sexuées).

En 16 heures, chez les mâles, la teneur en chlorophylle est déjà en cours de diminution quand apparaissent les premiers boutons floraux. A ce moment, les femelles ne présentent aucun symptôme de floraison et les teneurs en chlorophylle continuent à augmenter. Elles ne s'abaissent que plus tard lorsque enfin les fleurs femelles apparaissent. De plus, la diminution est beaucoup moins marquée que chez les mâles.

Au moment où s'amorce la floraison, les mâles ont environ 2.900 gammas et les femelles 3.000 gammas par 100 cm² de surface foliaire. Au cours de la floraison, chez les mâles, la teneur en chlorophylle totale s'abaisse jusqu'à 2.200 gammas ; chez les femelles, elle ne descend pas en dessous de 2.600 gammas.

Les plantes mâles à floraison plus hâtive ont un abaissement plus rapide et plus intense de leur teneur en chlorophylle que les femelles.

En 8 heures de jour, on trouve les mêmes différences qu'en 16 heures. Le taux de chlorophylle chez les hermaphrodites passe de 2.400 à 2.000 gammas environ, tandis que chez les femelles, il oscille autour de 2.400 sans variations bien nettes.

Il y a donc une correspondance entre la floraison plus hâtive des mâles ou des hermaphrodites et l'abaissement plus marqué de leur teneur en chlorophylle.

Nous apportons ainsi une donnée nouvelle sur des différences existant entre les sexes mâle et femelle. Cette donnée doit être mise en rapport avec les faits rapportés antérieurement par R. et M. BOUILLENNE sur le métabolisme et les teneurs en sucre différentes des plantes mâles et des plantes femelles chez *Mercurialis annua*.

Les deux voies expérimentales que nous avons suivies confirment donc la conclusion que nous avons tirée. La chute de la teneur en chlorophylle coïncide avec le déclenchement de la floraison.

Nous savons qu'il existe deux chlorophylles principales. Il est classique de dire que dans les feuilles des plantes supérieures, le rapport des quantités respectives de chlorophylle *a* et de chlorophylle *b* est de 3 pour 1.

Notre étude va préciser maintenant si les variations de teneur totale que nous venons de décrire et en particulier l'abaissement de la teneur en rapport avec la floraison, affectent au même degré les deux chlorophylles, ou si, au contraire, l'une subit des variations plus fortes que l'autre. Ces variations peuvent s'exprimer par le rapport entre la quantité de chlorophylle *a* et la quantité de chlorophylle *b*, trouvée dans une même surface foliaire.

Dans les plantes de 16 heures, l'abaissement de la teneur en chlorophylle totale au moment de la floraison semble être lié

à un abaissement du rapport a sur b . Ce rapport devient particulièrement bas dans les 6^e et 7^e feuilles ; 2,18 et 2,17 alors que l'on avait 2,50 dans les deux premières feuilles.

En 8 heures également, où les plantes fleurissent précocement les rapports a/b sont très bas, chiffres témoignant ainsi que les plantes de 8 heures ont proportionnellement moins de chlorophylle a que celles de 16 heures.

Par conséquent, on peut conclure que l'abaissement de la teneur au moment de la floraison est surtout un abaissement de la teneur en chlorophylle a .

De même, dans le cas d'un transfert de 8 h. en 16 h. au moment de la floraison en 8 heures, l'augmentation de la teneur en chlorophylle totale après le passage en 16 h. et l'abaissement qui se produit au moment de la 2^e floraison affectent beaucoup plus la chlorophylle a que la chlorophylle b .

D'une façon générale, tous ces résultats nous amènent à conclure que les deux chlorophylles a et b ne participent pas d'une manière égale aux variations de teneur que nous avons enregistrées.

C'est surtout la chlorophylle a qui subit des fluctuations.

De l'ensemble des faits que nous venons de résumer, on peut tirer les conclusions principales suivantes :

1) La teneur en chlorophylle n'est pas constante mais varie avec l'état de développement du végétal et les conditions de photopériode.

2) Il y a toujours un abaissement de la teneur en chlorophylle totale un peu avant la floraison.

3) La différence entre les deux sexes mâle et femelle en 16 heures ou hermaphrodite et femelle en 8 heures, se marque dans le type de variation de la teneur en chlorophylle. Chez les mâles ou les hermaphrodites à floraison plus hâtive, la diminution de la teneur s'observe plus tôt que chez les femelles.

4) La diminution de la teneur en chlorophylle totale correspondant à la floraison est davantage due à l'abaissement de la teneur en chlorophylle a qu'à l'abaissement de la chlorophylle b .

Nous confirmons donc entièrement les travaux de BODE, TARANEZ et SIRONVAL qui montrent que la longueur de jour a une influence sur la teneur en chlorophylle. Nous sommes aussi d'accord avec d'autres auteurs tels que YOSHIAKI et collab., TAVADZE et CHERNENKO qui indiquent des variations de teneur en chlorophylle au cours du développement des plantes. Nous avons prouvé en plus que ces variations chez *Cannabis sativa* affectent surtout la chlorophylle *a*. Ceci est à mettre en rapport selon nous, avec le fait que la chlorophyllase attaque plus directement la chlorophylle *a* que la chlorophylle *b* (18 fois plus vite).

En supposant que la diminution de la teneur en chlorophylle au moment de la floraison soit due pour une part à l'activité hydrolytique de la chlorophyllase, on peut penser que le phytol libéré lors de l'hydrolyse joue un rôle important dans les phénomènes de sexualisation et de floraison.

Au terme de ce travail, nous nous faisons un agréable devoir de remercier M. le Professeur et M^{me} BOUILLENNE qui se sont quotidiennement intéressés à l'élaboration de notre travail et nous ont généreusement prodigué leurs conseils. Nos remerciements s'adressent également à M. C. SIRONVAL, chef de Travaux, qui nous a guidé avec dévouement au cours de notre recherche.

*Institut de Botanique
de l'Université de Liège.
(Laboratoire de Physiologie végétale
et Centre de Recherches
des Hormones végétales, I. R. S. I. A.).*

BIBLIOGRAPHIE

- BANDURSKY, R., SCOTT, F. M., PFLUG, M. et WENT, F. W., The effect of temperature on the color and anatomy of tomato leaves. *Amer. Jour. Bot.* 40(1), p. 41, 1953.

- BODE, O., Über Zusammenhang zwischen CO². Assimilation und photoperiodismus bei *Kalanchoe blossfeldiana*. *Planta*, **22**, p. 278, 1942.
- BOUILLENNE, R. et M., La sexualité et les oxydations cellulaires chez *Mercurialis annua* L. *Bull. Acad. Roy. Belg. Classe des sciences*, 5^e série, T. XVI, n° 8, p. 1047, 1930.
- Oxydations respiratoires et teneur en sucre dans les deux sexes de *Mercurialis annua* L. *Ibidem*, 5^e série, T. XVII, n° 7, p. 980, 1931.
- BOUILLENNE, R. et GHENNE, L., Étude comparative du métabolisme des carbohydrates solubles chez les mâles et les femelles de *Mercurialis perennis*, C. R. Soc. Biol., **104**, 1933.
- BOUILLENNE, R. et FOUARGE, M., Étude d'un nouveau type d'éclairage fluorescent pour la culture en serre. (Laitues d'hiver et de printemps, Choux, Tomates). *Bull. Horticole de Liège*, Tome VIII, N° 3, mars 1953.
- BOUILLENNE, R. et FOUARGE, M., La Culture des Tomates à la lumière artificielle. *A. C. E. C.*, Charleroi, 1953.
- BUKATSCH, F., Tagesschwankungen des Blattgrüngehaltes alpinen pflanzen. *Z. Ges. Naturw.*, **5**; heft 7/8, p. 263, 1939; **6**, heft 7/8, p. 197, 1940.
- CHERNENKO, E. S., Teneur en chlorophylle des feuilles chez les variétés de Pommier et de Chou à vitesses de maturation différentes (en russe). *Dokl. Akad. Nauk. S. S. S. R.*, **72**, n. 2, p. 401, 1950.
- FOUARGE, M., Observations morphologiques et biologiques sur *Mercurialis annua* L. Thèse de Doctorat. Univ. Liège, 1931. (Mémoire non publié).
- GHENNE, L., Études des phénomènes de la croissance et du métabolisme différentiel chez les mâles et les femelles de *Mercurialis annua* L. Thèse de doctorat. *Institut de Botanique. Univ. de Liège*, 1933.
- GRAVIS, A., Contributions à l'étude des variations. Nanisme et pédocarpisme du *Plantago Coronopus* L. Supplément au *Bull. Biol. de France et de Belgique*, Paris, Presses universitaires de France, 1932.
- PETIT, J., Sur la détermination du Sexe chez *Cannabis Sativa* L. dans les conditions expérimentales du Phytotron de Liège. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, n° 11, p. 464, 1952.
- SCHAFFNER, J. H., Influence of environment on sexual expression in hemp. *Bot. Gaz.* Vol. 71, p. 197, 1921.
- The influence of environment on sexual expression in hemp. *Ecology*, **4**, p. 323, 1923.
- SIRONVAL, C., Recherches organographiques et physiologiques sur le développement du fraisier des quatre saisons à fruit rouge. *Mém. Ac. Roy. Belg. (Sciences)*, T. 26, fasc. 4, 1951.
- A propos de la chromatographie sur papier de la chlorophylle et des caroténoïdes des feuilles. *Arch. Inter. Phys.*, **41**, p. 563, 1953.
- A propos du métabolisme de la chlorophylle dans les feuilles (ses rapports avec la floraison). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, T. 85, p. 285, 1953.

- SIRONVAL, C., Sur les rapports entre quelques conditions du milieu, le métabolisme de la chlorophylle et le développement des végétaux. Rapports et communications. 8^e congrès de Botanique, Paris, 1954.
- TARANEZ, A., Absorption de la lumière par la chlorophylle et rétention d'eau par les tissus en rapport avec la réaction photopériodique des plantes. *Ann. Sc. Nat. (botanique)*, 2^e série, t. II, p. 21, 1950.
- TAVADZE, P. G., La dynamique de l'accumulation des pigments dans les feuilles de la vigne suivant les phases du développement annuel (en russe). *Dokl. Akad. Nauk. S. S. S. R.*, 85, n° 6, p. 1935, 1952.
- TOURNOIS, J., Anomalies florales du Houblon japonais et du Chanvre déterminées par des semis hâtifs. *Compt. rend. Ac. Sc.*, t. 153 31, p. 1017, 1911.
- Influence de la lumière sur la floraison du Houblon japonais et du Chanvre. *Ibidem*, t. 155, 4, p. 297, 1912.
- WILLSTÄTTER, R. et STOLL, A., Untersuchungen über das Chlorophyll. Springer, Berlin, 1913.
- Untersuchungen über die assimilation der Kohlensäure. Springer Berlin, 1918.
- WITHROW, A. P. et WITHROW, R. B., Photoperiodic chlorosis in Tomato. *Pl. Phys.*, 34, N° 4, 1949.
- YOSHIKAKI, G., et coll., Plant nutritional analysis of additional dressing. III. Fluctuation of chlorophyll content in Leaves of rice-plants at different stages of development and the influence of dressing on it *Sci. Repts. Shiga Agric. Coll.*, 2, p. 16, 1952.
-



Esquisse écologique des faciès forestiers et marécageux des bords du lac Tumba

(Domaine de l'I. R. S. A. C., Mabali, Congo belge)

PAR

R. BOUILLENNE

PROFESSEUR À L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE

MEMBRE DE L'ACADÉMIE ROYALE DES SCIENCES COLONIALES

J. MOUREAU

DOCTEUR EN SCIENCES

CHEF DU CENTRE DE RECHERCHES SCIENTIFIQUES DE MABALI (I. R. S. A. C.)

ET

P. DEUSE

LICENCIÉ EN SCIENCES

ASSISTANT À L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE

Mémoire présenté à la séance du 18 juin 1955.

Esquisse écologique des faciès forestiers et marécageux des bords du lac Tumba

AVANT-PROPOS

L'installation par l'I. R. S. A. C. d'un Centre de recherches scientifiques à Mabali étant suffisamment avancée en 1953 pour permettre le séjour de plusieurs travailleurs simultanément, l'un de nous a proposé à la Commission administrative du Patrimoine de l'Université de Liège d'organiser, dans le cadre des mandats coloniaux, le voyage de deux jeunes botanistes sous la conduite de leur professeur : P. DEUSE, assistant, a reçu un mandat colonial et Ch. CHEUVART, élève-assistant, a bénéficié d'une bourse décernée par la Commission permanente des Transports au Congo belge.

Ce groupe avait le projet, entre autres, de prendre contact avec la végétation forestière si particulière des rives du lac Tumba, végétation représentative de la flore de la cuvette congolaise.

Le Comité de Direction de l'I. R. S. A. C. a très généreusement hébergé les membres de ce groupe à Mabali.

Il a mis à leur disposition un laboratoire et les documents d'une bibliothèque déjà importante ; le Chef de Centre, J. MOUREAU, et M^{me} MOUREAU se sont dépensés sans compter pour résoudre à la fois les multiples problèmes matériels et scientifiques qui se sont présentés et ont fait de l'étape de Mabali la plus agréable et la plus intéressante qui soit.

Nous désirons exprimer nos remerciements les plus vifs aux membres du Conseil d'administration du Patri-

moins de l'Université de Liège, aux membres du Comité de Direction de l'I. R. S. A. C., et à M. et M^{me} MOUREAU pour leur active bienveillance.

JULES MOUREAU connaît bien la forêt équatoriale d'Afrique. Les observations qu'il a pu faire depuis de longues années, non seulement au lac Tumba, mais aussi dans les régions de Yangambi, du Lomami et de l'Uele, se sont confrontées avec celles que l'un d'entre nous a rapportées de divers voyages botaniques en Asie équatoriale (Sumatra) et en Amérique du Sud (Amazonie).

A Mabali, en présence des faits qui se présentaient à nos regards, à la suite des échanges de vue qu'ils suscitèrent lors de notre passage et, enfin et surtout, grâce aux connaissances approfondies et abondantes que le Chef de Centre, J. MOUREAU, a de la région, il a été décidé d'unir nos efforts pour mettre au point une première esquisse de la végétation des bords du lac Tumba, à l'emplacement du domaine de l'I. R. S. A. C.

Que M. Ch. CHEUVART soit remercié ici de sa précieuse assistance sur le terrain.

R. BOUILLENNE.

INTRODUCTION

Le domaine de l'I. R. S. A. C. est situé sur la rive sud orientale, peu habitée et inexploitée du lac Tumba (Prov. Équateur).

Il est borné vers le Nord par les marais de la rivière Membe et à l'Est par ceux de la rivière Mokala à l'embouchure de laquelle se trouve le petit village indigène de Mabinza (*Fig. 1*).

Il comprend deux grandes presqu'îles couvertes de forêts denses, Mabali et Bwalanga, ainsi que quelques îles. Ces presqu'îles présentent toutes deux, vues de haut, la forme approximative d'enclumes dont les surfaces de frappe seraient orientées face au lac. Les isthmes sont formés par deux bandes étroites de terre ferme séparant de courtes rivières marécageuses ; ils se prolongent vers la forêt de l'intérieur à travers une savane ou plus exactement un *esobe* assez vaste. Cet *esobe*, Mbolo, isole ainsi à la fois les deux presqu'îles des forêts de terre ferme.

La baie de Bwalanga pénètre profondément entre ces deux presqu'îles et atteint, à travers les marais d'embouchures de petites rivières, le bord de l'*esobe* Mbolo dans sa partie la plus basse.

La rive nord de la presqu'île de Mabali est baignée par la baie de Mabali séparée de l'*esobe* par une vaste forêt inondée.

La rive sud de la presqu'île de Bwalanga est baignée par la baie de Mabinza, abritée des vents dominants.

Les berges basses y sont bordées de vastes prairies flottantes derrière lesquelles s'étendent les formations marécageuses de la rivière Mokala dont un petit affluent prend sa source dans l'*esobe*.

C'est la presqu'île de Bwalanga (environ 350 hectares) et l'*esobe* Mbolo (environ 150 hectares) que nous avons explorés spécialement.

La presqu'île de Bwalanga correspond à une crête allongée parallèlement au rivage et proche de celui-ci ; elle culmine à 14 m au-dessus du niveau moyen du lac et plonge dans l'eau en une falaise abrupte de 12 m. Vers l'intérieur des terres, la pente est douce et descend jusqu'à un minimum dans l'*esobe*, en passant par l'isthme dont la surface de terre ferme est nettement rétrécie. D'autre part, la crête s'affaisse progressivement vers les extrémités de la presqu'île, disparaît sous les eaux des baies, et réapparaît dans les autres presqu'îles.

Il est remarquable de constater qu'au-delà de l'*esobe*, vers l'intérieur, le terrain se relève en une nouvelle crête de terre ferme parallèle à celle de la presqu'île et couverte également de forêts.

Climat.

Les vents dominants, orageux et pluvieux, soufflent du Sud ou du Nord-Ouest, rarement du Nord et plus rarement encore de l'Est.

La nébulosité est relativement faible et l'insolation élevée. Les pluies sont presque toujours torrentielles et de courte durée. Elles totalisent environ 1.850 mm par an (2.100 mm en 1954). Elles se répartissent en deux saisons de pluies, séparées par deux saisons sèches. En fait, il pleut toute l'année, mais moins fréquemment et surtout moins abondamment en saison sèche. La principale saison des pluies se place entre le début d'octobre et la fin de décembre. Elle est suivie de la saison sèche principale qui se prolonge jusqu'à la mi-mars. Une autre saison des pluies commence alors, pour se terminer vers la mi-juin et est suivie d'une saison sèche jusqu'à fin août — début septembre. Les mois de janvier et de

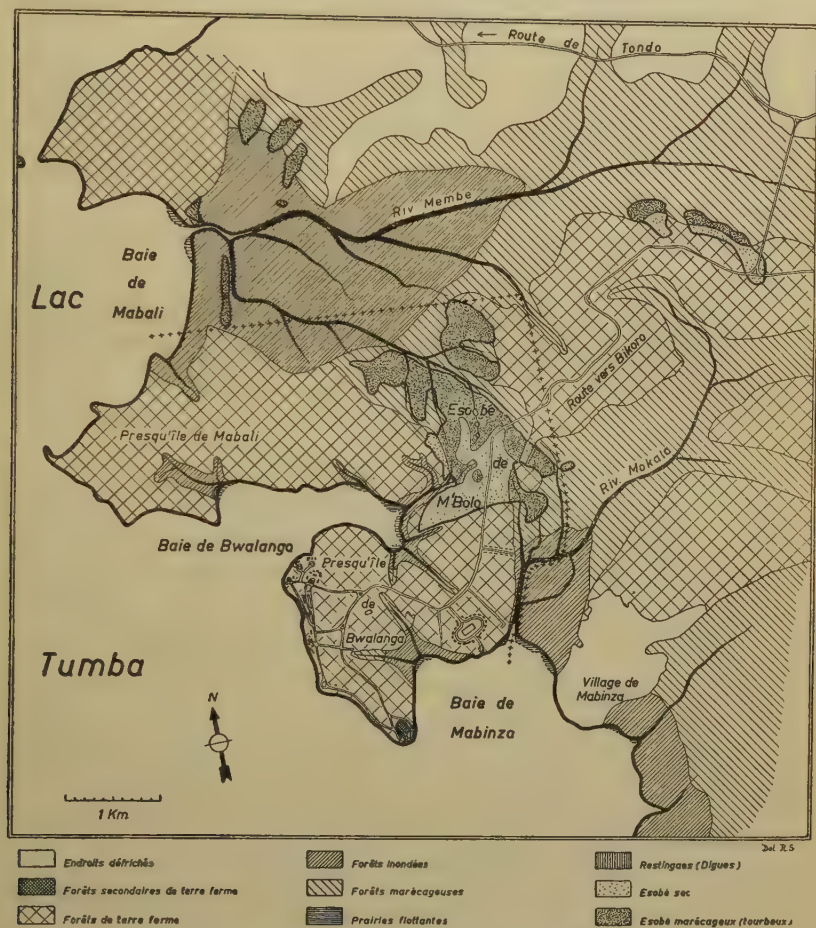
Domaine de l'I.R.S.A.C. à Mabali

FIG. 1. — Les rives du lac Tumba ont été tracées d'après les photos aériennes prises par les services cartographiques de la Colonie. Les croix délimitent approximativement le domaine de l'I. R. S. A. C. Dans la presqu'île de Bwalanga, installations et routes du Centre de Mabali; en bordure de la baie de Mabinza, la cité indigène et sa plaine de sports.

juillet sont les plus secs ; ceux de novembre et d'avril les plus humides.

La température moyenne, prise sous abri, en terrain dégagé, à proximité du lac, est de 25° à 27° avec des maxima journaliers de 28° à 36° et des minima de 19° à 24° C.

L'humidité relative moyenne est de 76 % pendant la journée, avec des minima journaliers pouvant atteindre 42-43 % en saison sèche pendant un temps très court, dans l'après-midi.

Le déficit de saturation a une valeur moyenne journalière de 7 à 8 millibars (5 à 6 millimètres de Hg), mais peut atteindre des valeurs maxima voisines de 32 millibars (24 mm Hg).

Hydrologie.

Le lac et les rivières qui s'y jettent subissent annuellement deux crues, séparées par deux décrues.

La périodicité des saisons n'est pas seule à influencer les variations de niveau du lac. Celles-ci sont, en effet, plus nettement subordonnées aux variations de niveau du fleuve Congo dans lequel le lac se déverse.

Les deux crues n'ont pas la même amplitude. La crue la plus forte s'observe entre le début novembre et la fin décembre ; elle atteint son maximum à la mi-décembre. La seconde crue commence mi-avril, avec un maximum au début de juin. Les décrues sont inégales :

La plus marquée se place en janvier-mars, c'est-à-dire après la crue principale ;

La seconde se situe en juin-juillet avec un minimum au début d'août.

En somme, le maximum annuel s'observe entre novembre et décembre et le minimum entre mars et avril. (voir *Fig. 2*, diagramme des variations d'étiage à Bikoro pour les années 1937, 1938, 1941, 1943, 1951 et

Fig. 3, amplitude des variations annuelles, moyennes entre 1936 et 1954).

L'amplitude des variations annuelles est assez constante (2,25 m à 3,50 m), mais elle ne se manifeste pas toujours entre les mêmes limites. C'est ainsi qu'il existe une différence de 4,45 m entre le maximum observé en décembre 1938 et le minimum observé en mars 1954.

Il existe des années à forte crue et faible décrue et des années à faible crue et forte décrue. Ces extrêmes se présentent périodiquement et semblent suivre un cycle assez complexe. D'après les données recueillies par les missionnaires Lazaristes de Bikoro, il semblerait que l'alternance de périodes de fortes crues et fortes décrues suive un premier cycle de trois ans qui se greffe lui-même sur un cycle plus marqué et plus long de onze ans environ. Il y aurait ainsi des années à forte crue tous les 22 ans et des années à décrue extrême tous les 22 ans également.

Le lac n'a guère de profondeur. En période d'étiage, il n'y aurait pas plus d'une moyenne de 1,50 m à 2 m. Les vents l'agitent alors très fort. Les vagues qu'ils soulèvent remuent les couches superficielles de son lit et érodent les berges, provoquant ici des éboulements, là des dépôts de grenailles limonitiques ou de sable. Les eaux sont brunes, chargées de CO_2 et nettement acides. De nombreuses mesures ont été réalisées par nous en octobre 1953 et répétées périodiquement depuis, au milieu de la baie de Bwalanga, à diverses profondeurs d'eau et à la surface. Le pH est compris entre 4,6 et 4,9.

Les eaux des ruisseaux qui sortent des marais forestiers sont un peu plus acides et ont un pH compris entre 4,4 et 4,7.

Le pH des eaux de source est voisin de 5 à 5,3.

Celui des ruisseaux de l'*esobe* Mbolo varie de pH 3,8 (sur tourbe, parmi les Sphaignes) à pH 5 (sur limon ocre sous *Hypparrhenia diplandra* (HACK.) STAPF.

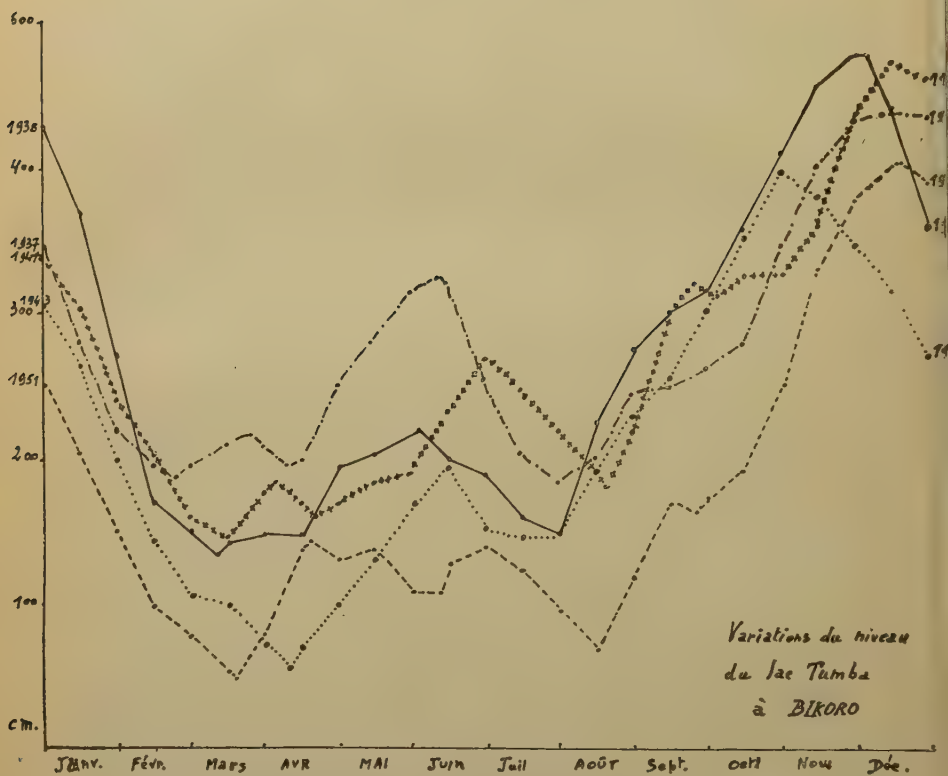


FIG. 2. — Diagramme des variations d'étiage du lac Tumba, à Bikoro, pour les années 1937, 1938, 1941, 1943, 1951 (d'après les renseignements recueillis par les missionnaires Lazaristes de Bikoro).

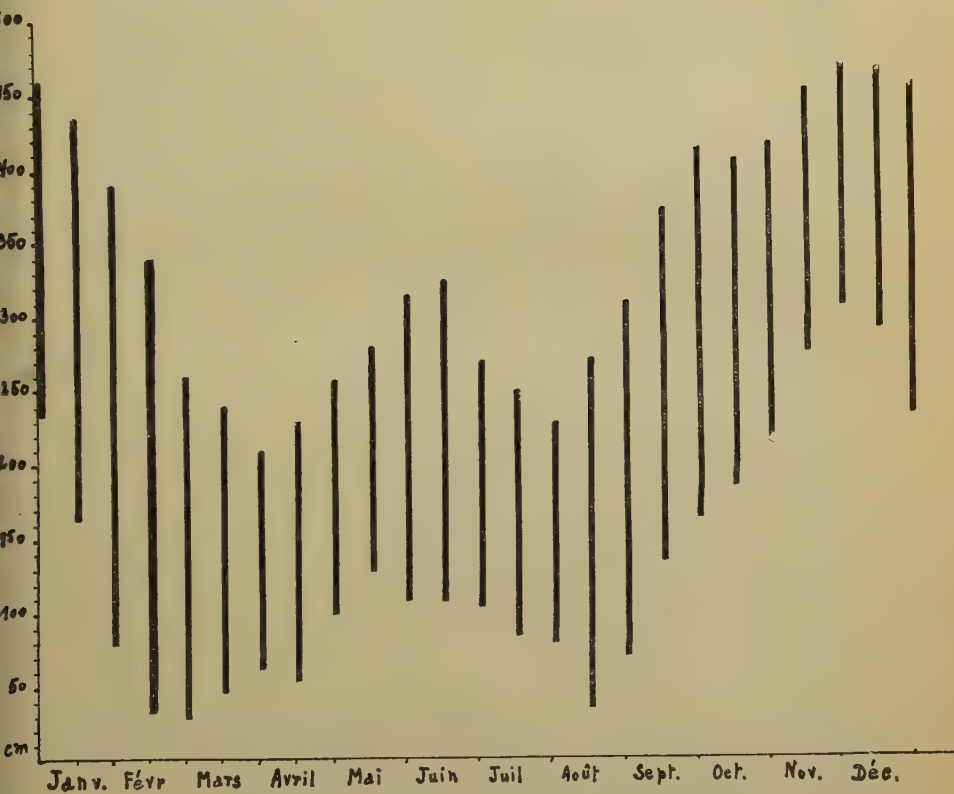


FIG. 3. — Amplitude des variations du niveau du lac Tumba, à Bikoro, de 1936 à 1954 (d'après les observations des missionnaires Lazaristes de Bikoro réalisées au cours de chaque mois de ces 19 années).

Nature et configuration du sol.

Les couches superficielles du sol sont constituées par un limon jaune ocre relativement pauvre en argile et très perméable, dont l'épaisseur varie considérablement, dépassant 10 m aux points culminants de la presqu'île, n'atteignant guère que 20 à 30 cm dans les zones sèches de l'*esobe* et n'existant pas dans les marais, qu'ils soient sous forêt ou en savane. Ce limon comporte des éléments de quartz, fins, plus ou moins anguleux (les plus gros, 3 mm) et une argile ocre-jaunâtre ou ocre-rougeâtre. Dans sa zone superficielle, il est couvert d'une litière organique et prend une teinte gris-brunâtre ou gris-noirâtre sur une épaisseur de 20 cm environ. Vers le bas, il est parsemé de concrétions ferrugineuses, brunes ou rouges plus ou moins arrondies, irrégulières, de plus en plus nombreuses, volumineuses et dures avec la profondeur (voir *Planche I*).

A la base de la couche de limon, ces concrétions deviennent prédominantes et forment une couche graveleuse d'éléments rouge-violacé ou presque noirs, enrobés dans un peu de limon jaunâtre. Cette couche graveleuse est importante sous forêt où elle peut atteindre 2,50 m et peut-être 3 mètres. Elle est à peine marquée dans les parties hautes de l'*esobe*, près de la lisière forestière et n'existe pas dans les parties basses, éloignées de cette lisière, ni dans les marais de rivière. Dans les zones sèches de l'*esobe*, on trouve des concrétions dans les couches profondes du limon, mais ces concrétions sont éparses, tandis que sous la forêt, les éléments graveleux, de plus en plus gros avec la profondeur, s'agglomèrent en rognons compacts et forment transition avec une roche dure sous-jacente, qui rappelle les cuirasses latéritiques par son aspect général (voir *Planches I, II et III*).

Ce banc rocheux compact n'existe pas sous les forma-

tions herbeuses des *esobe*. Il arrive cependant qu'on trouve, dans les couches profondes du limon superficiel, c'est-à-dire au niveau correspondant à la nappe aquifère, des accumulations de rognons parfois très volumineux. Ces rognons ont, là, une forme plus nettement arrondie. Leur surface boursouflée est lisse au toucher comme si elle avait été polie.

Le banc rocheux compact et rougeâtre qui est situé sous le limon des sols forestiers peut atteindre 3 à 4 m d'épaisseur. Il est souvent disloqué et fissuré. Dans la falaise des rives du lac, il subit l'action des vagues et est morcelé en blocs de grosseurs diverses qui se dispersent sur les plages. Les éléments de la couche graveleuse à la base du limon se disloquent également et forment une grenaille limonitique qui, balayée par les vagues, s'accumule dans les anses d'eaux calmes (voir *Planche II*).

La matière de ce banc est clairement apparentée aux nodules ferrugineux qui se sont concrétionnés dans la profondeur du limon. Selon nous, il ne peut être question de latérite même fossile. Il s'agit vraisemblablement d'une couche d'enrichissement en fer, correspondant à la zone de balancement de la nappe phréatique, que nous appellerons provisoirement alios. Ce banc d'alios ne se retrouve pas sous l'*esobe* sec. Sous l'*esobe* humide, sous les marécages forestiers et dans le fond du lac, il n'existe ni banc ferrugineux, ni concrétions éparses (voir *Planche III*).

Le banc d'alios repose sur une couche imperméable et continue de kaolin blanc pouvant être, par place, marbré superficiellement par des inclusions vertes, rouges ou violacées. En quelques endroits, il existe une couche graveleuse sous la roche compacte, au-dessus du kaolin.

Il arrive également, dans les zones les plus basses des forêts de terre ferme, que la couche à grenaille limonitique qui isole généralement le limon superficiel de la cuirasse ferrugineuse compacte, n'existe pas. On passe ainsi sans transition du limon sableux à la cuirasse.

Celle-ci, dans ce cas, ne repose pas directement sur l'argile kaolinique, mais sur une couche riche en kaolin, truffée de concrétions ferrugineuses friables.

Cette couche à concrétions friables correspond toujours à l'épaisseur de la nappe phréatique. Les concrétions y sont très abondantes vers le haut et de plus en plus dispersées et molles vers le bas. La transition avec l'argile kaolinique blanche ou marbrée de violacé est insensible.

Le kaolin est très épais. D'après des sondages effectués à Lukolela, sous les plantations de cacao, il y en aurait une épaisseur de 40 mètres au moins.

Les nombreux sondages effectués dans le domaine de l'I. R. S. A. C., soit en vue des constructions, des forages de puits d'essais à la recherche d'eau potable, soit encore en vue d'élucider systématiquement les caractéristiques du sous-sol, permettent d'affirmer que la surface de la couche d'argile kaolinique est mollement ondulée.

Les zones déprimées du kaolin correspondent d'un côté à la bordure du lac, de l'autre aux lignes d'orientation des lits de rivières ou encore aux parties basses de l'*esobe*. En ces endroits, le kaolin est recouvert d'une mince couche de sable extrêmement fin, surmontée d'une boue plus ou moins épaisse de détritiques organiques et il n'y a pas là trace, comme nous l'avons dit, de couches d'aliôs, ni de concrétions, ni de limon.

Les zones relevées du kaolin dépassent en hauteur le niveau moyen du lac et des rivières. Elles sont surmontées par la croûte d'aliôs, la couche à nodules et le limon des terres fermes ; elles se disposent parallèlement aux zones déprimées et alternent avec celles-ci. Les ondulations du kaolin se présentent avec la même orientation que celle du relief superficiel. Cependant, le maximum d'élévation de l'ondulation du kaolin ne coïncide pas exactement avec le maximum d'épaisseur du limon.

Il y a donc une sorte de décalage : le limon est généralement le plus épais sur une des pentes des ondulations du kaolin. C'est ainsi que dans les zones de terre ferme, le limon perméable, les couches graveleuses et la dalle aliotique reposent sur une couche imperméable de kaolin en pente vers le lac ou les rivières (voir *Planches I et II*).

En période d'étiage, la couche imperméable est exondée le long des rives, à la base des falaises, de sorte que l'eau qui est contenue dans les terrains superficiels perméables est drainée. Ceux-ci s'assèchent rapidement et quasi complètement.

Si, à ce moment, les pluies sont peu abondantes et assez espacées (une pluviosité réduite et irrégulière se présente deux fois l'an, de janvier à mi-mars et de juillet à septembre), les racines des essences de la forêt de terre ferme n'ont pas d'eau à leur disposition.

Cet état de choses joue certainement un rôle important dans l'écologie de la région. Il a pour résultat la création dans le sol de conditions de sécheresse alternant avec des conditions d'humidité très grande, bien que l'humidité atmosphérique reste toujours élevée.

A la pointe sud de la presqu'île de Bwalanga, comme aux deux pointes de la presqu'île de Mabali, battues soit par les vents du Sud, soit par les vents du Nord-Ouest, la dalle rocheuse en pente douce vers le lac est couverte par les eaux dès le niveau moyen. Il en résulte un arasement qui la désagrège progressivement en grenaille, en gravier quartzeux et en sable fin dont les éléments se déposent dans les anses plus calmes et jusqu'au fond des baies.

Jamais on ne trouva la grenaille dans le fond du lac lui-même.

Ces dépôts se font dans des conditions très particulières. Leur localisation dépend non seulement de la présence d'anses protégées à eau plus calme, mais aussi de l'existence, en ces endroits, de végétations aquatiques,

de prairies flottantes. Sous ces prairies flottantes, à quelque distance de l'eau libre, mais parfois assez loin de la rive réelle, la grenaille et le gravier s'accumulent en une digue ; le sable se dépose du côté interne de celle-ci. Ces dépôts sont nettement plus exondés du côté de l'eau libre que du côté de la terre ferme dont ils sont d'ailleurs parfois séparés par une lagune ou une zone marécageuse restant humide en période de décrue. Quand il y a lagune, elle communique avec le lac par un goulot qui s'ouvre généralement à l'une des extrémités de cette levée.

Ces dépôts sont colonisés par des formations herbeuses ou par des associations forestières très particulières que nous décrivons plus loin (voir aussi *Planche II*).

Population.

Si actuellement la population des rives de la région sud du lac Tumba est très clairsemée, il semblerait qu'à une époque relativement proche, elle ait été considérablement plus dense.

Les récits des explorateurs qui sont passés par le lac Tumba avant 1895, signalent l'existence de nombreux villages très peuplés en des endroits qui ne sont plus actuellement que des lieux-dits déserts.

Cette disparition de la population aurait été brusque et doit se situer entre 1895 et 1900 ; car, dès 1902, les explorateurs qui passèrent par là signalent cette région comme à peu près déserte. D'après les données historiques que nous ont fournies les Missionnaires de Bikoro et le Dr RHODAIN, l'élimination de ces populations coïnciderait avec l'époque d'une terrible attaque de la maladie du sommeil.

Un fait confirme l'existence de populations denses à une époque rapprochée de la nôtre, c'est l'abondance de débris de poteries, de restes d'outils et d'armes que l'on

retrouve en forêt, sous la litière, au-dessus de la surface du limon.

Les populations actuelles vivent quasi exclusivement du produit de la pêche et ne pratiquent guère de culture. Leurs quelques champs de manioc, peu étendus et généralement dispersés, ne sont jamais établis près des rives du lac, mais vers l'intérieur des terres.

La dispersion des champs, leur surface restreinte et surtout le fait que le cultivateur noir ne récolte son manioc qu'au fur et à mesure de ses besoins journaliers, sont des facteurs qui ont permis la recolonisation très rapide du territoire par les essences de la forêt, dès que les populations l'eurent abandonné.

Sauf en quelques endroits (emplacements de villages plus importants) que l'indigène désigne actuellement sous le nom de *lobele*, la forêt a repris ses droits et il est rare, à présent, d'y retrouver des espèces pionnières des recrûs.

Les seuls témoins de l'activité humaine qui régna sur les rives du lac, il y a une soixantaine d'années, sont les vieux palmiers *Elaeis* qui ont pu maintenir leurs cimes dans un dôme forestier de plus en plus haut ; ils se sont allongés démesurément, mais ils ne se sont pas multipliés ; leurs graines ne trouvent pas, dans le sous-bois, les conditions propices à leur germination.

LES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX PRINCIPAUX

I. Formations ripicoles.

1. Rives abruptes.

Les rives de terre ferme, abruptes et battues par les vagues, sont colonisées par des arbres dont le plus caractéristique est *Irvingia Smithii* Hook. f. Celui-ci pousse

dans la bande de terrain qui n'est exondée qu'à l'époque d'étiage et pendant un temps relativement court. Ses racines rampent au ras du kaolin, dans une mince couche de sable et de grenailles limonitiques; elles sont ancrées à la base et dans les crevasses de la dalle rocheuse de la rive (*Fig. 4 et Planche I*).

La première bordure de végétation installée dans la zone de balancement du niveau des eaux comporte en outre *Alchornea cordifolia* MUELL. ARG., *Vitex* sp., *Cynometra Schlechteri* HARMS, *Albizzia adianthifolia* SCHUMACH.) W. F. WIGHT, *Crudia* sp. et *Anthocleista Schweinfurthii* GILG.

Plus haut sur la falaise, là où la dalle rocheuse est recouverte par les concrétions limonitiques et par la couche de limon, mais en dessous du niveau atteint par les eaux de la crue maxima (de novembre et décembre) pousse une deuxième bordure d'arbres, de 25 à 30 m de hauteur : *Uapaca Heudelotii* BAILL. et *Guibourtia Demeusei* (HARMS) J. LÉONARD.

Enfin, hors d'atteinte des crues du lac, apparaissent des essences que nous retrouverons toujours en lisière de la forêt de terre ferme.

Les espèces caractéristiques sont *Pentaclethra Eetveldeana* DE WILD. et Th. DUR., *Pentaclethra macrophylla* BENTH. et *Baikiaea insignis subsp. minor* (OLIV.) J. LÉONARD. Ces arbres dominent un sous-bois constitué surtout par des lianes (Apocynacées : *Landolphia*), (Légumineuses : *Acacia pennata* WILLD., *Entada*, etc... Combrétacées : *Combretum*) et par quelques arbustes dont les plus fréquents sont des Rubiacées (*Randia octomera* (HOOK.) HOOK. f. et *Randia* sp., *Mussaenda* sp.) et des Légumineuses (*Baphia nitida* AFZEL.). L'on trouve également au sein de cette association un *Vitex* qui est nettement limité au terrain sec, aisément drainé en bordure des grands plans d'eau libre. Ce *Vitex* peut atteindre une hauteur de 30 mètres environ.

Si la couche meuble limoneuse est réduite aux concrétions ferrugineuses qui existent à sa base, par suite d'érosion par ruissellement (c'est souvent le cas après un incendie qui consume la litière et fait mourir les racines des arbres), la zone est colonisée par des Fougères (*Pteridium aquilinum* (L.) KUHN) et des Sélaginelles (*Selaginella scandens* P. BEAUV.) ombragées par *Hymenocardia* sp., *Macaranga* sp., *Caloncoba* sp., *Bridelia* sp. et diverses espèces de *Ficus*.

Ces trois ceintures successives se retrouvent partout, plus ou moins larges, selon que la rive de terre ferme est en pente douce ou en falaise abrupte ; elles sont liées aux territoires battus par les vagues et le vent. Elles n'existent pas là où l'eau est calme comme, par exemple, au fond des baies, à l'embouchure des rivières, dans les anses abritées, même là où il y a falaises plus ou moins érodées.

2. Bords des eaux calmes et abritées.

Les végétations implantées dans ces conditions écologiques sont fort différentes de celles qui vivent dans le milieu agité et que nous avons signalées en (1).

Nous envisagerons d'abord les embouchures des rivières.

Les embouchures des rivières sont colonisées derrière un rideau de palmiers-lianes (*Eremospatha*) par un peuplement pur de grands arbres dont le pied plonge en permanence dans l'eau brune très acide (pH : 4,4) : *Oubanguia Laurentii* DE WILD. (Fig. 5).

Ceux-ci sont enracinés sous une couche d'eau dont la profondeur varie de 0,60 m à près de 3 m, dans un amoncellement de détritits organiques plus ou moins décomposés de 0,80 à 1,20 m d'épaisseur, reposant sur un hydrosol de tourbe de 0,25 m. Le fond solide est constitué par une couche de 20 à 40 cm de sable très fin recouvrant le kaolin compact.

Le sous-bois est inexistant. On observe seulement quelques pieds mourants de *Eremospatha* sp., reste du rideau de lianes qui a été envahi par *Oubanguia*. Les indigènes Kundu donnent à ces endroits le nom de *Lwasa*.

Si l'on arrive vers les terrains périodiquement exondés, soit en se rapprochant des berges de terre ferme, soit en remontant le cours des rivières, les Copaliers (*Guibourtia Demeusei* (HARMS) J. LÉONARD apparaissent et *Oubanguia Laurentii* DE WILD. devient de plus en plus rare.

Dès qu'on arrive dans des terrains qui sont exondés seulement pendant les deux périodes de décrue, *Oubanguia* disparaît et *Guibourtia* forme des peuplements quasi purs (*Planche II*).

Le sous-bois est toujours très clairsemé et constitué surtout de palmiers lianes : *Eremospatha macrocarpa* WENDL. généralement peu développés ou en voie de disparition. Dans les endroits où la lumière arrive jusqu'au sol, il n'est pas rare de rencontrer des massifs de *Phoenix* (?) au milieu d'*Eremospatha* florissants. Ce sont les *Lwengi* dans la langue des Kundu.

Ce sol peu profond, gorgé d'eau en profondeur, inconsistent et recouvert par les crues, ne permet pas aux arbres de s'ancrer solidement. Beaucoup d'entre eux s'abattent en soulevant avec leurs racines des monticules de déchets végétaux.

Les courants de rivières ou le ruissellement accumulent contre ces monticules et ces troncs couchés, des amoncellements de déchets organiques dont le sommet n'est plus inondé que par la crue maxima de novembre-décembre. Ces levées sont alors colonisées par des massifs de palmiers acaules *Sclerosperma* sp. et d'Aracées rhizomateuses au sein desquels germent des graines de *Uapaca* sp. (*Fig. 10*) ; le peuplement pur de *Guibourtia* fait place à une association à *Guibourtia-Uapaca* avec de-ci de-la *Cynometra Schlechteri* HARMS ; *Albizzia ferruginea* (GUILL. et

PERROT.) BENTH., *Lanea* sp. et *Mitragyna* sp. (voir *Planche I*, à droite).

Cet *Uapaca* sp. ne nous est pas connu. Il ne paraît pas être *Uapaca Heudelotii* BAILL., caractéristique des rives en eau libre. Il constitue parfois des peuplements purs sur les rives basses et marécageuses continuellement humides par suite des suintements venant de la terre ferme. Il est enraciné dans un terrain de sable reposant sur kaolin et couvert de détritiques organiques peu décomposés à travers lesquels il fait passer ses racines-échasses. Les racines ultérieures, traçantes, se développent à la surface des détritiques organiques et forment un tapis dense sur lequel vient s'accumuler un nouveau niveau de litière qui correspond à la hauteur moyenne des crues. Ce niveau est submergé sous près de 2 m d'eau pendant trois mois, deux fois l'an.

Dès que, en se rapprochant des berges de terre ferme, on arrive dans la zone où le limon existe sous la litière, le peuplement de *Guibourtia Demeusei* (HARMS) J. LÉONARD fait place à la ceinture décrite précédemment : association à *Guibourtia Demeusei* (HARMS) J. LÉONARD et *Uapaca Heudelotii* BAILL. (*Fig. 6*).

Cette bande coïncide également avec la zone de suintement des eaux de percolation en période d'étiage. Sa limite supérieure est nettement marquée dans le sous-bois par *Aframomum Melegueta* (ROSC.) K. SCHUM.

Au-delà de cette bande commence la forêt de terre ferme.

3. Anses et fond des baies abritées des vents.

L'eau libre des anses calmes et des fonds de baies est couverte d'une végétation aquatique herbacée, dont les tiges rampantes suivent les variations de niveau des eaux. Ce sont les prairies flottantes. Ce tapis végétal s'enracine dans le sable du fond du lac pendant les périodes de décrues et est déraciné à chaque crue. Les orages en

arrachent parfois des lambeaux importants qui, poussés par le vent, échouent sur d'autres berges, dans les blocs éboulés de la dalle disloquée ; ils constituent ainsi le départ d'une nouvelle prairie flottante (*Fig. 7*).

Ces formations flottantes se composent quasi essentiellement d'une grande graminée *Echinochloa pyramidalis* (LAM.) HITCH. et CHASE mêlée à une autre graminée plus petite, *Panicum parvifolium* LAM. Ces deux plantes s'enchevêtrent en une sorte de matelas épais sur lequel s'installent de-ci de-là des touffes de Cypéracées et une Aracée *Cyrtosperma senegalense* ENGL. (voir *Planche II*, à gauche).

Ce matelas végétal, ancré à proximité des berges, s'accroît vers le large, si bien que sa lisière flotte parfois à plus de 100 mètres de la terre ferme.

La masse impressionnante des tiges entrelacées rabat les vagues du lac. Si l'extrême bord des prairies flottantes est encore agité, les remous cessent à moins de 20 m de ce bord. La grenaille limonitique, les graviers et les sables arrachés aux berges battues par les vents viennent se déposer dans ces eaux calmes. L'accumulation en est surtout rapide à la limite des eaux agitées. Il en résulte la formation d'une levée, d'une digue, sous la prairie flottante, parallèlement et un peu en deçà du bord libre de celle-ci. Les éléments de sédimentation se répartissent en outre entre la digue et la berge, d'une manière moins rapide, y laissant subsister une sorte de dépression. La digue se nomme *Restinga*.

Au début de sa formation, la digue n'est formée que de grenailles limonitiques mêlées à un peu de gravier grossier. A mesure que la digue s'élève, l'importance de la sédimentation diminue et le matériel n'est plus que du sable très fin. Dans la dépression, on trouve un dépôt de sable de plus en plus fin à mesure que l'on approche de la rive (voir *Planche II*, à gauche ; entre *Restinga* et terre ferme).

De plus, une stratification apparaît dans la levée, car la taille des éléments varie selon que les dépôts se font en période de crue ou en période de décrue.

Il arrive un moment où le sommet de cette levée s'exonde en période de décrue et n'est plus recouvert d'une grande épaisseur d'eau en période de crue. Les plantes s'y enracinent et ne sont plus déracinées quand les eaux remontent. Les éléments fins s'accumulent parmi les tiges avec une rapidité accrue, tandis que les gros éléments se déposent vers le large contre la base de la digue qui s'élargit en même temps qu'elle émerge peu à peu pour n'être plus que faiblement couverte par la crue maxima de novembre-décembre.

Les plantes aquatiques des prairies flottantes dépérissent à l'endroit de la digue, tandis qu'elles s'accroissent vers le large. Leurs tiges mortes forment un matelas de matières premières organiques qu'enrichissent les feuilles tombées des arbres de la forêt proche.

Sur ces zones exondées s'installent d'abord *Ipomoea* sp. en longues lignes, *Cyrtosperma senegalense* ENGL., puis des touffes de Cypéracées. Toutes ces plantes se mélangent avec les restes de *Echinochloa pyramidalis* (LAM.) HITCH. et CHASE et avec *Panicum parvifolium* LAM. qui se maintient assez bien malgré la pénurie d'eau à certains moments (*Fig. 8*).

Au sein de cette association transitoire apparaissent des germinations de *Eremospatha macrocarpa* (WENDL) (Palmacée liane), des buissons de *Clappertonia* (Tiliacée) et de *Dissotis* (Mélastomacée) et des massifs de *Alchornea cordifolia* MUELL. ARG. (*Planche II*, à dr., derrière la *Restinga*).

Plus tard ce groupement s'enrichit de petits arbres (Loganiacées) *Anthocleista Schweinfurthii* GILG., *Vitex*, parmi lesquels se développeront ultérieurement *Cynometra Schlechteri* HARMS, *Crudia* sp., *Albizzia adianthifolia* (SCHUMACH.) W. F. WIGHT, *Guibourtia Demeusei*

(HARMS) J. LÉONARD et *Uapaca* *sp.* Une bande forestière mince s'installe ainsi sur ces digues (Fig. 8).

Le mode de formation de ces éléments est parallèle à celui des *Restingaes* de l'Amazonie brésilienne (R. BOUILLENNE, 1929). *Eremospatha macrocarpa* WENDL., de croissance rapide, finit par traverser et recouvrir les arbres de ce rideau forestier par ses guirlandes originales.

Derrière la *Restinga*, la dépression inondée ne s'assèche pas entièrement. Elle communique avec le lac par un goulot plus ou moins étroit, qui se maintient le plus souvent entre la berge et une des extrémités de la digue. Elle reste longtemps couverte d'une prairie flottante.

Celle-ci s'alourdit peu à peu par l'accumulation des débris organiques apportés de la forêt voisine par le vent. Elle forme une sorte de radeau sur lequel s'épaissit une litière flottante qu'envahissent *Eremospatha macrocarpa* WENDL., *Cyrtosperma senegalense* ENGL. et Mélastomacées diverses. Les graminées deviennent plus clair-semées. Des graines d'*Oubanguia Laurentii* DE WILD. germent; les racines de leurs plantules traversent le substrat, pénètrent dans l'eau et se fixent sur le fond de la lagune. Cet arbre en se développant élimine progressivement le tapis végétal initial. *Eremospatha* se maintient longtemps en association avec *Oubanguia*, mais finit lui-même par être refoulé à la lisière ensoleillée. Le matelas de la prairie flottante pourrit et coule. La lagune est devenue une forêt *Igapo* typique (marécageuse).

L'accumulation de matières organiques provoque un exondement progressif dans la lagune. Les peuplements d'*Oubanguia* sont envahis par copaliers et *Uapaca* *sp.* A ce moment, la forêt *Igapo* évolue comme celle des embouchures des rivières (Fig. 5).

Là où une prairie flottante existe au voisinage immédiat d'un cap dont la dalle rocheuse s'avance très loin de la berge sous les eaux du lac, et où, par conséquent, l'érosion par arasement est considérable, la grenaille



FIG. 4. — *Irvingia Smithii*, enraciné à la limite extrême de la bande de terrains exondés quand le niveau du lac est à son minimum. (Vue prise devant le laboratoire, du haut de la falaise).



FIG. 5. — Forêt inondée avec *Oubanguia Laurentii* et *Uapaca* sp. dont on voit les puissantes racines-échasses s'enfonçant dans une litière épaisse. Le niveau maximum de crue n'est pas encore atteint.



FIG. 6. — Lisière d'une forêt inondée de rivière (pirogue à g.), avec *Uapaca Heudelotii* et *Guibourtia Demeusei*.



FIG. 7. — Prairies et îles flottantes à *Echinochloa pyramidalis*.

limonitique à gros éléments est très abondante et elle s'amasse en formant une digue large, entamée deux fois par an par les tempêtes de l'époque des crues. Les matériaux s'en éparpillent dans la dépression entre la digue et le rivage, de sorte que l'atterrissement s'y fait quasi avec la même amplitude que sur la digue elle-même.

Les dépôts sont stratifiés, une couche d'éléments fins alterne avec une couche de grenaille. Quand la *Restinga* a atteint une hauteur supérieure au niveau moyen du lac, le remplissage de la dépression est arrêté, excepté en période de crue où il continue par apport d'éléments fins. Comme ces dépôts sont très perméables et que leur surface se trouve au-dessus du niveau du lac, en période de décrue la dépression se vide deux fois par an de toute son eau. Dans ces conditions, les espèces de la prairie flottante ne peuvent s'y maintenir et les essences de la forêt *Igapo* ne s'y installent pas. Ces terrains alternativement gorgés et dépourvus d'eau sont colonisés par des associations herbeuses analogues à celles des *esobe* de l'intérieur du pays.

C'est ainsi que l'*esobe* de faible étendue qui est situé à proximité de la pointe méridionale de la presqu'île de Bwalanga occupe l'emplacement de ce qui fut autrefois une petite lagune de cette baie (*Fig. 9* et *Planche II, 4*).

On distingue nettement la *Restinga* qui part de la pointe de la presqu'île et dessine un léger arc de cercle avant de rejoindre la rive.

Le sommet, horizontal, est à un niveau inférieur de moins d'un mètre de celui de la terre ferme. Il n'est plus immergé que par les crues anormalement fortes.

Le fond de la dépression lagunaire est à 1,50 m environ en contre-bas de la digue. Le sol en est constitué par de la grenaille limonitique mêlée d'un peu de graviers quartzeux ; mais l'accumulation de ces matériaux s'est faite sur une épaisseur de 3,50 à 4 m.

Chaque année, pendant la période de la crue maxima,

c'est-à-dire de novembre à décembre, la dépression est sous eau. Elle est entièrement exondée et desséchée pendant le reste de l'année (*Fig. 9*).

Actuellement, la *Restinga* est colonisée par des arbres mal portants et de taille réduite qui ont poussé parmi les reliquats épars de la prairie flottante en voie de disparition. On y distingue (voir *Planche II*, 4) :

A. Sur le versant descendant vers l'eau libre, dans la zone de balancement des eaux, entre les niveaux inférieur et moyen existent *Echinochloa pyramidalis* (LAM) HITCH. et CHASE enracinés et *Panicum parvifolium* LAM. en touffes ; des arbres *Oubanguia Laurentii* (DE WILD.) *Guibourtia Demeusei* (HARMS) J. LÉONARD, *Cynometra Schlechteri* HARMS, *Vitex* sp., *Crudia* sp. sont implantés de manière clairsemée.

B. Au sommet rarement inondé :

Hymenocardia Heudelotii MUELL. ARG., jeunes plantes de *Ceiba Thonningii* A. CHEV., *Vitex* sp., *Clappertonia ficifolia* (WILLD.) DECNE, *Dissotis* sp., *Hyparrhenia diplandra* (HACK.) STAPF. en touffes, *Setaria* sp., *Ipomoea* sp. avec quelques rares touffes dépérissantes d'*Echinochloa pyramidalis* (LAM.) HITCH. et CHASE et de *Panicum parvifolium* LAM., restes de la prairie flottante.

C. Sur le versant de la dépression et dans celle-ci, à part quelques rares plantes de *Echinochloa pyramidalis*, (LAM.) HITCH. et CHASE, les associations végétales sont semblables à celles des zones sèches des *esobe* de l'intérieur des terres.

L'espèce caractéristique et la mieux représentée est *Hyparrhenia diplandra* (HACK.) STAPF. *Setaria restioidea* (FRANCH) STAPF. s'y trouve aussi en grande abondance.

Ces deux graminées de taille relativement élevée dominent un tapis de *Panicum parvifolium* LAM., *Brachiaria*

sp. et de petites Cypéracées (*Bulbostylis laniceps*, C. B. CLARKE).

La formation herbeuse enracinée est parsemée de buissons de *Clappertonia ficifolia* (WILLD.) DECNE, de *Dissotis*, de diverses petites Légumineuses dont *Indigofera capitata* KOTSCHY. On y trouve également de-ci de-là, de jeunes plantes de *Ceiba Thonningii* A. CHEV.

L'ancienne berge de terre ferme est marquée par une bande actuellement discontinue d'*Alchornea cordifolia* MUELL. ARG., devant laquelle, sur le sol de la dépression, les associations herbeuses sont envahies par des arbustes, des lianes et de jeunes arbres où l'on trouve : *Vernonia conferta* BENTH., *Randia octomera* (HOOK.) HOOK. f. et *Randia sp.*, des Apocynacées jeunes, *Pentaclethra Eetveldeana* DE WILD. et TH. DUR. et *Acacia pennata* WILLD., parmi de jeunes arbres caractéristiques des recrûs forestiers comme *Musanga cecropioides* R. BR. et *Trema orientalis* BLUME (voir *Planche II*, lisière de la terre ferme).

Sur le limon de la terre ferme, au-delà de la bande d'*Alchornea*, on note la présence des espèces caractéristiques de lisières forestières : *Pentaclethra Eetveldeana* DE WILD. et TH. DUR., *Albizia ferruginea* (GUILL. et PERROT) BENTH. dominant un sous-bois où *Baphia nitida* AFZEL. et *Dialium* se mêlent à des espèces de recrû forestier comme *Caloncoba Welwitschii* GILG, *Macarangra spinosa* MUELL. ARG., *Trema orientalis* BLUME.

L'installation de ces espèces du recrû forestier indique clairement que cette berge a subi des interventions humaines récentes. On y trouve d'ailleurs quelques vestiges de cabanes marquant la présence d'un petit village de pêcheurs disparu il y a deux ou trois ans et, de plus, il est proche de la clairière dans laquelle a été construit un gîte d'étape de l'Administration territoriale, au terminus de la route.

II. Associations de terre ferme.

1. La forêt de terre ferme.

Nous avons, au début de cette note, attiré l'attention sur deux facteurs écologiques dont le rôle primordial détermine la physionomie de cette forêt.

Le premier est la nature et la configuration du sol, dont les caractéristiques ont pour conséquence un assèchement périodique très prononcé des couches superficielles (voir *Planches I et II*, côté gauche).

Le second est l'occupation humaine, très dense, dont les rives du lac furent le théâtre il y a quelques dizaines d'années seulement.

Il résulte du premier facteur que la forêt de terre ferme ne présente pas, dans le domaine de Mabali, les caractéristiques d'ombrophytisme que les conditions climatiques générales pouvaient laisser prévoir. Elle est en fait du type des forêts mésophiles semi-caducifoliées, mais montre une tendance plus ou moins marquée à l'ombrophilie.

Sur les rives mêmes du lac, l'occupation humaine a remanié la forêt et les effets de ces interventions se marquent encore très nettement aujourd'hui, en certains endroits.

Il est remarquable de constater, en effet, que les seuls arbres de très grande taille que l'on rencontre dans ces forêts, à proximité des rives, sont *Pentaclethra macrophylla* BENTH., *Piptadenia africana* HOOK. f. ou *Erythrophleum guineense* G. DON., espèces que les indigènes n'utilisent pas pour tailler leurs pirogues ou qu'ils répugnent à abattre parce que leur bois est trop dur.

Il est aussi remarquable de constater la présence, toujours localisée à une mince bande le long des rives, de grands *Elaeïs guineensis* JACQ. dont la couronne se

perd dans les cimes des essences dominantes, mais dont on ne trouve dans le sous-bois aucun individu jeune.

Enfin, notons encore l'extrême abondance, le long des rives escarpées, de *Dracaena reflexa* LAM. dont la taille atteint souvent 20 à 25 mètres et le diamètre, à la base, près de 2 mètres.

Dans l'ensemble, les essences de la strate dominante de la forêt de terre ferme sont *Piptadenia africana* HOOK. f., *Entandrophragma angolense* C.DC., et *E. utile* SPRAGUE, *Ongokea gore* ENGL., *Millettia Laurentii* DE WILD., *Pycnanthus angolensis* (WELW.) WARB., *Macrolobium coeruleum* (TAUB) HARMS, *Symphonia globulifera* L. f., *Xylopia aethiopica* (DUNAL) A. RICH, *Xylopia rubescens* OLIV., *Albizzia ferruginea* (GUILL. et PERROT) BENTH., *Erythrophleum guineense* G. DON., *Chlorophora excelsa* BENTH., *Morus* sp., *Ceiba Thonningii* A. CHEV., *Staudtia stipitata* WARB., *Berlinia* div. sp. et *Autranella congolensis* (DE WILD.) A. CHEV.

La plupart de ces essences se rencontrent à l'état dispersé (voir *Planches I et II*, parties centrales). Mais, certaines d'entre elles sont plus nettement groupées et forment parfois des peuplements quasi purs qui peuvent être mis en relation avec des conditions édaphiques particulières.

C'est le cas de *Millettia Laurentii* DE WILD. Cette Légumineuse forme sur les sommets des falaises ou sur les crêtes dont le sol s'assèche considérablement pendant les périodes peu pluvieuses, et souvent à proximité des rives abruptes, des peuplements presque exclusifs, dont le sous-bois n'est guère constitué que par des individus jeunes de cette espèce. Ces peuplements se régénèrent sans arrêt et semblent gagner du terrain sur les associations voisines.

C'est aussi le cas de *Chlorophora excelsa* BENTH. Cette espèce domine une association où sont représentés *Morus* sp. (*mesozygia* STAPF ?), *Ceiba Thonningii* A.

CHEV., *Canarium Schweinfurthii* ENGL., *Treculia* sp. Cette association occupe des terrains qui furent autrefois l'emplacement de villages importants ou de vastes champs de culture. Actuellement, il ne semble pas qu'elle se maintienne. Il n'y a pas de régénération de *Chlorophora* ni de *Morus*. Tous les individus de ces espèces sont vieux ou mourants et l'on ne trouve dans le sous-bois aucun individu jeune. Par contre, on trouve de jeunes *Millettia Laurentii* DE WILD. et de jeunes *Piptadenia africana* HOOK f. mêlés aux espèces de la strate dominée.

Une autre espèce qui forme des peuplements très localisés est *Macrolobium coeruleum* TAUB. (HARMS). Cet arbre pousse en peuplements denses sur le limon épais des amphithéâtres de sources. Il constitue la caractéristique des associations dans ces conditions édaphiques particulières.

Entandrophragma angolense C. DC. et *E. utile* SPRAGUE sont généralement plus dispersés que les espèces précitées. Ils se rencontrent rarement à proximité des rives du lac, mais sont très abondants à l'intérieur des terres où ils semblent, en outre, se propager plus aisément.

Les espèces les plus uniformément répandues sont, dans l'ordre de leur fréquence : *Piptadenia africana* HOOK f., *Staudtia stipitata* WARB., *Ongokea gore* ENGL., *Erythrophleum guineense* G. DON., *Albizzia ferruginea* (GUILL. et PERROT.) BENTH. et *Pycnanthus angolensis* (WELW.) WARB.

Ces arbres, dont la cime s'étale à près de 30 à 35 m au-dessus du sol, surplombent une strate portant des espèces plus petites dont la taille ne dépasse guère 20 mètres.

Cette strate dominée est constituée par un assez grand nombre d'espèces, beaucoup plus généralement répandues que les espèces dominantes et moins sensibles aux variations des conditions édaphiques. L'on y rencontre surtout *Anonidium Mannii* (OLIV.) ENGL. et DIELS, *Monodora angolensis* WELW., *Pentaclethra Eetveldeana*



FIG. 8. — *Restinga* (digue) de la pointe de Bwalanga. Le lac est en période d'étiage. Pieds isolés de *Jardinea gabonensis* et *Echinochloa pyramidalis*.
L'arbre est un *Guibourtia Demeusei*.



FIG. 9. — *Restinga* de la pointe de Bwalanga. En période de crue du lac, le haut de la *Restinga* est atteint par les eaux et la dépression entre digue et terre ferme est inondée. Dans le cas particulier de cette *Restinga*, la dépression ne porte pas une végétation de forêt inondée, mais d'*esobe*.



FIG. 10. — *Sclerosperma* sp. Palmier acaule, caractérisant le sous-bois d'îlots forestiers marécageux (voir *Planche III*, 4).



FIG. 11. — *Liombo* de Bwâlanga. Au centre, groupement de Cypéracées ceinturé par des Fougères, *Nephrolepis* sp. et par des buissons de *Alchornea cordifolia* (voir *Planche I*, 3).

DE WILD. et TH. DUR., *Strombosiopsis* sp., *Guarica cedrata* (A. CHEV.) PELLEGR., *Dacryodes edulis* (DON.) H. J. LAM et *Dialium* sp., des Sapindacées, des Guttiféracées, des Ebénacées et des Bignoniacées. *Anonidium* et *Monodora* sont les plus fréquents ; *Pentaclethra Eetveldeana* DE WILD. et TH. DUR. est davantage localisé en lisière de clairières, tandis que *Strombosiopsis* n'existe guère que sous un couvert dense.

La strate arbustive groupant des espèces qui ne dépassent jamais 6 à 7 mètres de hauteur, est constituée surtout de Légumineuses (*Baphia nitida* AFZEL. et *Baphia* sp.), de Rubiacées (divers *Randia* dont *Randia octomera* (HOOK.) et HK. f., *Mussaenda* sp., etc.), d'Apocynacées (*Conopharyngia* sp.) mélangées à de jeunes arbres appartenant aux espèces des strates surplombantes.

Ce sous-bois est assombri par une profusion de lianes parmi lesquelles on reconnaît des Apocynacées (*Landolphia owariensis* P. BEAUV.), *Clitandra* sp., des Légumineuses (*Entada* sp., *Acacia pennata* WILLD.), des Combrétacées (*Combretum* div. sp.), des Bignoniacées, des Malvacées, des Marantacées, etc. Celles-ci forment souvent au ras du sol des enchevêtrements impénétrables.

La strate herbacée est peu fournie. Elle n'est guère constituée que par des Marantacées, *Marantochloa*, des Zingibéracées (*Aframomum Laurentii* DE WILD. et TH. DUR.) K. SCHUM., *Aframomum Melegueta* (ROSC.) K. SCHUM., *Costus afer* KER.-GAWL., des Commélinées (*Commelina* sp. et *Palisota* sp.) et quelques Aracées le plus souvent grimpantes, *Geophila reniformis* D. DON., ou *Geophila hirsuta* BENTH. in HOOK. *Selaginella scandens* P. BEAUV. tapisse le sol des pentes que le soleil peut atteindre et qui sont baignées par des suintements de source.

La densité des strates dominées est très variable.

Le sous-bois est peu fourni sous *Millettia Laurentii* DE WILD. ; il est très touffu sous *Pycnanthus angolensis* (WELW.) WARB.

Sous les formations à *Chlorophora*, *Morus*, *Ceiba*, il n'est pas rare de rencontrer de vieux *Elaeïs guineensis* JACQ. presque toujours mourants, dont la couronne se perd dans les cimes de la strate dominante. Le sous-bois s'enrichit alors d'espèces du recrû forestier : *Caloncoba Welwitschii* GILG., *Macaranga spinosa* MUELL. ARG., *Myrianthus arboreus* P. BEAUV. dont la présence constitue la preuve que la forêt qui existait primitivement fut autrefois abattue par l'homme avant que ne s'installent les associations actuelles. Ces dernières sont généralement en régression très nette. Les espèces typiques de la forêt de terre ferme regagnent le terrain perdu (*Planche II*, volet 3).

2. Les *lobele*.

L'occupation humaine a laissé d'autres traces plus marquées, à l'intérieur des terres, que les *Elaeïs*.

C'est, en effet, dans des endroits plats, peu élevés au-dessus du plan d'eau des lacs ou des rivières et par conséquent sur des sols peu soumis aux variations de teneur en eau, que les indigènes établissaient leurs cultures de manioc. Ces champs assez vastes étaient exploités pendant de nombreuses années consécutives, ce qui entraînait de profondes modifications dans leur sol.

Actuellement, les emplacements de ces cultures, établies autrefois autour de quelques cases dont on retrouve les vestiges, sont nettement repérables par le type de végétation qu'ils portent. Les Kundu leur ont donné le nom de *lobele* (voir *Planche I*, volet 4).

Les *lobele* apparaissent comme des clairières envahies par une végétation basse, très dense, très touffue que dominent quelques grands arbres relativement jeunes, très dispersés et quelques arbres plus petits, souvent enfouis sous les lianes.

La végétation basse est constituée principalement par des Zingibéracées (*Costus afer* KER.-GAWL., *Aframomum Laurentii* (DE WILD. et TH. DUR.) K. SCHUM., des Marantacées et des Commélinées (*Commelina* sp., *Palisota* sp.). Ces plantes forment avec diverses lianes (Légumineuses, Combrétacées, Apocynacées, Dioscorées, etc...) un enchevêtrement impénétrable sous lequel s'amasse une litière épaisse et spongieuse.

Cette strate est dominée de-ci de-là par de petits arbres, espèces du recrû forestier (*Caloncoba*, *Macaranga*, *Harungana*) ou espèces respectées par les cultivateurs pour leur utilité : *Myrianthus arboreus* P. BEAUV. (fruits comestibles). Quelques espèces du sous-bois forestier s'y retrouvent également (*Baphia nitida* AFZEL, *Randia div. sp.* et *Pentaclethra Eetveldeana* DE WILD. et TH. DUR.)

Les grands arbres dispersés sont surtout des Moracées (*Ficus* sp., *Chlorophora* sp., etc...) de jeunes *Piptadenia africana* HOOK f. et des *Symphonia globulifera* L. f.

Ces *lobele* sont assez fréquents et plus ou moins étendus, dans la forêt de terre ferme assez loin des rives du lac et des grandes rivières. Ils n'ont pas fait l'objet, de notre part, d'une étude approfondie et nous n'en dirons pas d'avantage dans cette note.

3. Les *liombo*.

Les indigènes de la région désignent sous le nom de *liombo* des dépressions marécageuses restreintes, plus ou moins circulaires. Ces dépressions ne présentent aucun chenal d'amenée d'eau, ni aucun exutoire visible vers le lac ou les rivières (Voir *Planche I*, volet 3).

A Bwalanga, le fond du *liombo* est le kaolin sous une couche de 20 à 30 cm de sable blanc. Pour atteindre celui-ci, il a fallu traverser une épaisseur de 50 à 60 cm de détritiques organiques désagrégés rappelant nettement

la tourbe. Les flancs, en pente douce, sont constitués par du limon jaune ocre. Dans le bas de la pente, ce limon est peu épais et recouvre directement le kaolin. A mi-pente, c'est-à-dire entre 2 et 4 m au-dessus du fond de la dépression, on retrouve sous le limon épais de 50 cm à 1 m une couche mince de grenaille limonitique reposant sur la cuirasse compacte qui a, là, 0,80 à 1 m d'épaisseur. Dans les fouilles qui ont été faites, la cuirasse ne touche pas directement le kaolin, mais bien une seconde couche de grenaille limonitique peu épaisse.

Ces dépressions se remplissent d'eau pendant les saisons des pluies et se vident pendant les saisons sèches. Elles ne s'assèchent cependant jamais complètement et le fond reste toujours couvert d'eau libre.

Le niveau supérieur atteint par les eaux coïncide avec celui où l'on retrouve, sous le limon, la cuirasse limonitique.

Il n'y a donc jamais débordement : l'exutoire doit être souterrain et est vraisemblablement assuré par la couche de grenaille que l'on observe entre le kaolin et la cuirasse compacte.

On ne connaît pas l'origine de ces dépressions. Elles présentent une analogie remarquable avec les mares et les lacs plus ou moins temporaires des plateaux du Kasai, de part et d'autre du Lubilash et de ceux du Sankuru méridional. Ce sont de vastes entonnoirs dont les flancs sont formés par le limon sableux couvrant une cuirasse ferrugineuse et dont le fond est constitué, sous une couche de détritux végétaux plus ou moins tourbeux et une couche assez mince de sable blanc, par de l'argile imperméable. L'eau qui les remplit correspond au niveau variable de la nappe phréatique.

Le fond des *liombo*, toujours gorgé d'eau, est colonisé essentiellement par des Cypéracées, ceinturées par un peuplement dense, presque pur, de fougères (*Nephrolepis* sp.) parmi lesquelles poussent quelques touffes.

maigres d'*Echinochloa* et de *Panicum*. Ces formations basses sont bordées par une bande plus ou moins large, de *Phoenix reclinata* JACQ. (?), de *Eremospatha macrocarpa* WENDL., parmi des buissons d'*Alchornea* et des touffes d'*Aframomum Melegueta* (ROSC.) K. SCHUM. et *Aframomum Laurentii* (DE WILD. et TH. DUR.) K. SCHUM. (Fig. 11).

Au-delà de cette association, le terrain en pente n'est plus inondé en saison des pluies et les espèces héliophiles des lisières de la forêt de terre ferme reprennent leurs droits (*Pentaclethra Eetveldeana* DE WILD. et TH. DUR., *P. macrophylla* BENTH, *Albizzia ferruginea* (GUILL. et PERROT.) BENTH., *Albizzia adianthifolia* (SCHUMACH.) W. F. WIGHT, etc. et forment une brève transition avec les associations caractéristiques de la terre ferme.

4. Les *esobe*.

L'*esobe* de Mbolo s'étend sur un col reliant la presqu'île de Bwalanga à la forêt de terre ferme de l'intérieur. L'arête de ce col est suivie par la route. Plusieurs ruisseaux y prennent naissance de part et d'autre ; les uns sont tributaires du lac ou de la Membe au Nord et les autres de la Mokala au Sud. Ces ruisseaux coulent dans des dépressions faibles et très larges colonisées par des forêts marécageuses et bordées en haut des pentes douces par de forêts de terre ferme (Fig. 1).

Des îlots de forêts existent de-ci de-là. La plupart d'entre eux se situent dans les terrains bas et s'échelonnent le long des ruisseaux. Ils sont du type des forêts marécageuses. Deux d'entre eux occupent des sommets en amont de têtes de sources et sont du type des associations de terre ferme.

L'*esobe* est colonisé par deux formations herbeuses nettement délimitées, quasi sans transition l'une avec l'autre.

L'une occupe les terrains bas gorgés d'eau d'une manière permanente.

L'autre occupe les flancs plus secs de la dépression et se marque dans le paysage par des graminées de grande taille, par des arbustes et des petits arbres, de plus en plus denses à mesure qu'on se rapproche de la forêt de terre ferme (Voir *Planche III*, volets 2, 3 et 4).

a) FORMATIONS HERBEUSES DES ZONES BASSES HUMIDES.

Ces formations sont constituées principalement par des Cypéracées et des Graminées.

On y distingue deux grandes formations. L'une, la plus généralement répandue, est à base de *Bulbostylis laniceps* C. B. CLARKE, *Panicum parvifolium* LAM. et *Xyris div. sp.* *Bulbostylis* et *Xyris* forment des touradons entre lesquels *Panicum* pousse en coussinets assez ras. Ces deux espèces masquent les tiges rampantes de *Lycopodium* (deux espèces, dont *L. carolinianum* L.) et les plantes de *Drosera congolana* TATON qui sont parfois envahies par les tiges grêles de *Selaginella scandens* P. BEAUV. Cette association croît sur un sol constitué par une tourbe fort décomposée dont l'épaisseur peut atteindre 60 cm (*Planche III*, volet 3).

Là où la tourbe est couverte par une nappe d'eau courante, l'association à *Bulbostylis* fait place à une formation beaucoup plus exhubérante et de taille nettement plus élevée à Cypéracées, à *Selaginella scandens* P. BEAUV., et *Cyrtosperma senegalense* ENGL.

A proximité des ruisseaux à lit plus marqué, ces peuplements de *Cyperus* s'enrichissent de diverses espèces ligneuses de petite taille : *Stipularia cf. africana* P. BEAUV. *Dissotis sp.*, *Clappertonia ficifolia* (WILLD.) DECNE parmi lesquelles poussent des Orchidées terrestres (*Eulophia sp.*), et des Zingibéracées (*Aframomum sp.*) (*Fig. 12*).

Cette dernière formation forme quasi une ceinture aux bosquets de forêt marécageuse et à la lisière des *igapo* de rivière. Elle est envahie dans ces conditions par les énormes touradons d'une magnifique graminée

Jardinea gabonensis STEUD. C'est dans un *schlenke* entre les touradons de cette graminée à la lisière d'un bosquet que nous avons découvert un coussinet de *Sphagnum planifolium* var. *congoanum* WARNST.

Le pH des eaux dans ces associations varie de 4,3 à 4,7. Celui de l'eau qui s'égoutte du *Sphagnum* est de 3,8.

Le sol est constitué par une couche de tourbe dont l'épaisseur varie de 10 cm en bordure de la formation à *Bulbostylis* à plus de 60 cm sous l'association à grandes Cypéracées.

La tourbe repose elle-même sur une couche de 20 à 25 cm de sable blanc très fin, mêlé d'éléments tourbeux noirâtres et d'un peu de kaolin.

Sous le sable, on retrouve le kaolin compact et imperméable constituant le sous-sol de la région.

L'*esobe* humide penche progressivement vers la forêt marécageuse des bords des rivières Membe et Mokala et vers celle de la baie de Bwalanga. Il fait place à cette forêt, presque sans transition. La lisière de celle-ci coïncide avec la limite supérieure des terrains qui sont inondés par les crues périodiques de ces rivières. Au-delà d'une mince ceinture à *Jardinea gabonensis* STEUD. et *Aframomum Melegueta* (ROSC.) K. SCHUM., accompagnées de *Baikiaea insignis subsp. minor* (OLIV.) J. LÉONARD., de Mélastomacées, de *Phoenix sp.* (?), de *Raphia Laurentii* DE WILD. et de jeunes *Uapaca guineensis* MUELL. ARG., le sol est nu, recouvert par une litière spongieuse et noire de feuilles et brindilles de la forêt *igapo* (Fig. 14).

C'est une forêt basse où dominant *Cynometra sp.*, *Xylopia rubescens* OLIV., *Uapaca guineensis* MUELL. ARG., *Lannea sp.*; *Guibourtia Demeusei* (HARMS) J. LÉONARD envahis par *Eremospatha macrocarpa* WENDL. Le sous-bois est plus ou moins dense et se caractérise par la présence d'un palmier acaule appartenant au genre *Sclerosperma* (Fig. 10 et Planche III, 3, 4).

Nous ne parlerons pas davantage de ce type de forêt que nous n'avons pas exploré en détail.

b) FORMATIONS HERBEUSES DES ZONES HAUTES ET RELATIVEMENT SÈCHES.

Le terrain de l'*esobe* se relève progressivement vers les lisières de la forêt de terre ferme. On arrive ainsi à un niveau où les associations des tourbières font place brusquement, presque sans transition, à des formations herbeuses, plus hautes, nettement différentes.

La lisière de ces formations est marquée par un cordon de touradons de *Jardinea gabonensis* STEUD. qui coïncide avec la limite extrême des terrains tourbeux (*Planche III, 3*).

La couche de tourbe fait place à une couche de limon jaune clair reposant directement sur le kaolin. Ce contact correspond à la zone de suintement des eaux de la nappe phréatique et à une ligne de sources dont le pH varie de 4,9 à 5,1.

En amont du cordon de *Jardinea* s'étend l'*esobe* sec caractérisé par une grande graminée *Hyparrhenia diplandra* (HACK.) STAPF. Celle-ci en mélange avec *Setaria restioidea* (FRANCH.) STAPF et *Loudetia phragmitoides* (PETER) HUBBARD, domine des touffes de *Bulbostylis laniceps* C. B. Cl. dispersée dans un tapis de *Brachiaria* sp., de *Rhynchelytrum amethysteum* CHIOV. et d'autres petites graminées.

L'association à *Hyparrhenia* est parsemée de buissons de *Dissotis* sp., de *Clappertonia ficifolia* (WILLD.) DECNE de diverses Légumineuses (*Indifogera* sp.), de Loganiacées (*Anthocleista Liebrechtsiana* DE WILD. et TH. DUR.) (*Fig. 13*).

Ces buissons deviennent de plus en plus fréquents à mesure qu'on se rapproche de la lisière de la forêt. L'association s'enrichit alors de petits arbres : *Annona arenaria* THONN., *Harungana madagascariensis* POIR., *Vernonia conferta* BENTH.

A peu de distance de la lisière, ce sont ces arbustes qui

dominant. Le tapis de graminées devient plus clairsemé et l'on observe alors des germinations et de jeunes plantes de *Pentaclethra Eetveldeana* DE WILD. et TH. DUR., et de *Baikiaea insignis* (OLIV.) J. LÉONARD parmi de jeunes *Anthocleista Liebrechtsiana* DE WILD. et TH. DUR. (espèces caractéristiques des lisières de forêt de terre ferme).

A la lisière forestière elle-même, *Hyparrhenia* fait place à un cordon de *Jardinea gabonensis* STEUD. mêlé d'*Aframomum Laurentii* (DE WILD. et TH. DUR.) K. SCHUM., ombragé par les cimes de *Pentachlethra Eetveldeana* DE WILD. et TH. DUR., *Baikiaea insignis* (OLIV.) J. LÉONARD, *Canthium* sp., *Bridelia ferruginea* BENTH. et de diverses autres Rubiacées, Myristicacées, Myrtacées et Loganiacées (*Anthocleista Liebrechtsiana* DE WILD. et TH. DUR. adultes).

De-ci de-là, adossés à la lisière de la forêt, sur un sol humidifié par des suintements de la nappe phréatique et presque toujours orientés vers l'Est, on observe des peuplements purs, parfois assez étendus, de *Gleichenia* sp. ⁽¹⁾ dont les tiges étouffent quelques touradons de *Jardinea* et montent à l'assaut des jeunes arbres (*Fig. 15*).

Au-delà de cette lisière peu large (50 m au maximum), les aspects typiques de la forêt de terre ferme se retrouvent dans toute leur splendeur (voir *Planche III, 1 et 2*).

Sous les formations herbeuses où *Hyparrhenia* domine, le sol est constitué par du sable ou du limon pauvre en argile, dont l'épaisseur varie de plus de 2 m en bordure de la forêt à 20 cm près de la ligne des sources.

A mi-pente, les fouilles que nous avons pratiquées révèlent :

1) En surface, une couche gris-foncé de 10 cm d'épaisseur constituée par du sable blanc, très fin, mêlé de charbon de bois (incendie de l'*esobe*) et d'humus. Cette couche ne contient que très peu d'argile.

(1) Probablement *Dicranopteris linearis* (BURM.) UNDERWOOD.

2) Jusqu'à 40 cm sous la surface existe un limon sableux brun-noirâtre formé d'éléments fins et parsemé d'inclusions ocres.

3) Entre 40 et 80 cm de profondeur, le sol est constitué par un limon ocre-clair, à éléments un peu plus gros, mais plus riches en argile. Cette couche est toujours très meuble.

4) Au-delà de cette profondeur, le limon ocreux contient des éléments de plus en plus gros (sans dépasser cependant 2 à 3 mm de section) et devient de plus en plus humide.

5) A 1,20 m de profondeur, ce limon est gorgé d'eau et forme une gangue pâteuse autour de rognons ferrugineux de tailles diverses, mais dont la surface lisse et polie rappelle les cailloux roulés.

Il repose sur une couche compacte brusquement enrichie en kaolin. Cette couche de plus en plus dure et de plus en plus riche en kaolin devient sèche en profondeur.

Plus près de la lisière forestière, les mêmes couches se retrouvent ; mais à partir de 40 cm de profondeur, elles sont parsemées de concrétions ocres ou rouges, progressivement nombreuses, volumineuses et dures.

Cependant, entre 1,20 m et 1,50 m de profondeur, le terrain gorgé d'eau est constitué par du sable grossier, parsemé de concrétions rougeâtres plus dures que dans les couches supérieures, mais encore friables.

Entre 1,50 m et 1,80 m, la couche s'enrichit en argile. Elle est plus compacte et les concrétions rougeâtres deviennent très nombreuses. Au-delà de 1,80 m à 2 m, la couleur des dépôts est ocre foncé. Ils sont très compacts et fortement imprégnés d'argile.

Entre 2 m à 2,50 m et 3 m de profondeur, on trouve le niveau du kaolin recouvert d'une couche superficielle de sable et de concrétions ferrugineuses à surface polie



FIG. 12. — *Esobe* de Mbolo. Dépression dans l'*esobe* sec, au départ d'un ruisseau, non loin de la forêt de terre ferme. Une végétation arbustive y est localisée : *Stipularia africana*, *Dissotis* sp., *Anthocleista Schweinfurthii*, Mélastomacées.



FIG. 13. — *Esobe* de Mbolo. Faciès à *Hyparrhenia diplandra*, avec *Anthocleista Liebrechtsiana* et *Harungana madagascariensis*.



FIG. 14. — Esobe de Mbolo. Lisière avec la forêt marécageuse : *Aframomum Melegueta*, *Jardinea gabonensis* et Myrtacées.



FIG. 15. — Esobe de Mbolo. Lisière avec la forêt de terre ferme : peuplement de *Gleichenia* (probablement *Dicranopteris linearis*).

qui correspond vraisemblablement à un horizon lessivé par le ruissellement.

À la lisière même de la forêt, là où la prairie à *Hyparrhenia* est envahie par *Harungana madagascariensis* POIR., et par *Anthocleista Liebrechtsiana* DE WILD. et TH. DUR. et où apparaissent de-ci de-là de jeunes *Pentaclethra Eetveldeana* DE WILD. et TH. DUR., les caractéristiques du terrain sont sensiblement celles des sols de terre ferme.

Sous une litière mince de graminées, le sol est gris noir, léger et pulvérulent comme les couches superficielles de l'*esobe* proprement dit. Il passe progressivement au brun en profondeur et à l'ocre à 50 cm sous la surface.

Il existe dans cette couche, à 30 cm de profondeur environ, une zone mince (2 à 3 cm) contenant en abondance du charbon de bois.

Entre 60 cm et 2,40 m, on trouve le limon ocre, de plus en plus rougeâtre et argileux en profondeur.

Au-delà de 2,40 m jusqu'à 4,50 m de profondeur, ce limon ocre s'enrichit progressivement en grenaille limonitique dont les éléments sont de plus en plus nombreux, volumineux et durs.

À 4,50 m, on retrouve une cuirasse ferrugineuse compacte dont l'épaisseur n'a pas pu être déterminée.

Il n'existe donc pas de dalle ferrugineuse compacte sous les formations herbeuses de l'*esobe*.

Les concrétions ferrugineuses n'apparaissent dans le limon superficiel que sous les formations arbustives de la lisière forestière. Celles que l'on retrouve sous les associations purement herbeuses ont une surface lisse et polie qui fait supposer qu'elles y ont été soumises à un courant d'eau de ruissellement.

L'existence de la forêt de terre ferme est liée à la présence de la dalle ferrugineuse compacte et continue.

Il n'est pas encore possible dans l'état de nos connaissances de préciser si c'est la présence de concrétions ferrugineuses qui conditionne l'installation de la forêt

de terre ferme ou bien si c'est la forêt de terre ferme qui détermine l'évolution de ces sols vers la formation d'un horizon B ferrugineux.

Un fait est établi. La forêt de terre ferme progresse dans l'*esobe* sec et cette progression coïncide avec l'existence de concrétions ferrugineuses dans les couches du limon, correspondant au balancement du niveau de la nappe aquifère.

Il semblerait dès lors que les formations herbeuses de l'*esobe* ne sont pas consécutives à la disparition de la forêt sous l'action de l'homme, mais que, au contraire, elles se sont installées et maintenues sur des sols inaptes à la colonisation par la forêt.

L'origine des *esobe* en Afrique centrale a fait l'objet d'observations intéressantes (W. ROBYNS, 1936). Ces biotopes sont remarquables et posent à l'heure actuelle de multiples questions à la fois dans le cadre de l'écologie, dans celui de la systématique, et dans celui de l'évolution phytosociologique. Des faciès homologues existent en Amazonie ; on les nomme *Campina*. Ils sont généralement des fonds de lacs ou de lagunes exondés, en voie de recolonisation végétale (R. BOUILLENNE, 1926, 1929).

Dans tous les cas, l'*esobe* de Mbolo apparaît aujourd'hui en pleine évolution pédologique et l'on voit que les formations herbeuses des *esobe* secs sont appelées à céder le pas à la forêt de terre ferme dans un avenir plus ou moins rapproché pour peu que les feux de brousse ne les ravagent pas périodiquement.

Centre de l'I. R. S. A. C., à Mabali
(Lac Tumba, Congo belge)
et Institut de Botanique de l'Université
de Liège, Liège.

BIBLIOGRAPHIE

1. A. AUBRÉVILLE, Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale (Paris, 1949).
2. A. AUBRÉVILLE, Flore forestière soudano-guinéenne (Paris, 1950).
3. E. BERNARD, Le climat écologique de la cuvette centrale congolaise (*Publ. I.N.É.A.C.*, Bruxelles, 1945).
4. R. BOUILLENNE, Un voyage botanique dans le Bas Amazone (*Imprimerie Médicale et Scientifique*, Bruxelles, 1929) et Savanes équatoriales en Amérique du Sud (*Bul. Soc. Roy. Bot. de Belg.*, T. 58, 1926).
5. F. BULTOT, Saisons et périodes sèches et humides au Congo belge et au Ruanda-Urundi (Bruxelles, 1954).
6. J. DE HEINZELIN, Sols, paléosols et désertification anciennes dans le secteur nord-oriental du bassin du Congo (*Public. I.N.É.A.C.*, Bruxelles, 1952).
7. E.-J. DEVROEY, Observations hydrographiques du bassin congolais (1932-1947), (*Mém. in-8° Inst. Roy. Col. Belge*, Sect. Sc. techniques, V, 1, 1948).
8. P. DUVIGNEAUD, Les savanes du Bas-Congo. Essai de phytosociologie topographique (*Lejeunia*, Mém. n° 10, 1949, sorti de presse 1953).
9. P. DUVIGNEAUD, La flore et la végétation du Congo méridional (*Lejeunia*, t. 16, 1952).
10. I.N.É.A.C., Flore du Congo belge et du Ruanda-Urundi, Vol. I à V.
11. J. LEBRUN et G. GILBERT, Une classification écologique des forêts du Congo belge (*Publ. I.N.É.A.C.*, Sér. Sci., n° 63, 1954).
12. J. LÉONARD, Contribution à l'étude des formations ripicoles arbustives et arborescentes de la région d'Eala (*C. R. Semaine agricole Yangambi*, Comm. n° 67; *Public. I. N. É. A. C.*, Hors série; 1947).
13. J. LÉONARD, Étude botanique des Copaliers du Congo belge (*Public. I.N.É.A.C.*, Sér. Sci., n° 45, 1950).
14. J. LÉONARD, Contribution à l'étude de la végétation des bords d'éléphants au Congo belge. Le *Rhynchosporo-Cyperetum Longi-Bracteati* (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, t. 84, 1951).
15. J. LÉONARD, Les divers types de forêts du Congo belge (*Lejeunia*, t. 16, 1952).
16. W. MULLENDERS, La végétation de Kaniama (*Publ. I.N.É.A.C.*, Sér. Sc., n° 61, 1954).
17. D. OLIVER et Alt., Flora of Tropical Africa (London, 1868-1934).
18. W. ROBYS, Contribution à l'étude des formations herbeuses du district forestier central du Congo belge (*Mém. in-8° Inst. Roy. Col., Belge*, Sect. Sc. nat. et méd., V, 1, 1936).
19. R. SCHNELL, La forêt dense (Paris, 1950).

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	3
INTRODUCTION	5
Climat	6
Hydrologie	8
Nature et configuration du sol	12
Population	16
GROUPEMENTS VÉGÉTAUX PRINCIPAUX	17
I. Formations ripicoles	17
II. Associations de terre ferme	28
BIBLIOGRAPHIE	43

LE ROLE DES „SPHAGNETALIA” DANS LA VIE DES TOURBIÈRES DES HAUTES-FAGNES*)

par

R. BOUILLENNE

(Professeur à l'Université de Liège,
Directeur de la Station Scientifique des Hautes-Fagnes
et du Musée Léon FREDERICQ)

Le plateau des Hautes-Fagnes de Belgique est une région naturelle pratiquement inhabitée qui a depuis longtemps attiré l'attention des naturalistes, des forestiers, des hydrologues et des touristes. Cependant, les points de vue d'intérêt ont évolué. Par exemple, l'hypothèse d'un îlot glaciaire maintenu dans les Hautes-Fagnes par la permanence de conditions climatiques relativement sévères (L. FREDERICQ — 1904) a dû être révisée lorsque l'étude des facteurs de la localisation des espèces dites arctiques-alpines a été peu à peu entreprise (R. BOUILLENNE — 1926-33-35) et que les géologues ont démontré que les coulées pierreuses n'étaient pas en rapport direct avec les phénomènes glaciaires (P. FOURMARIER — 1923). De même l'opportunité d'assainir les tourbières et de généraliser la plantation de bois artificiels d'Épicéa doit être réexaminée.

D'une manière générale, on peut affirmer que les problèmes que pose la Nature dans les Hautes-Fagnes sont directement ou indirectement liés à ceux qui résultent de l'existence des tourbières.

LES TOURBIÈRES DANS LES HAUTES-FAGNES.

Il s'agit de tourbières bombées. Dans les vallées existent des tourbières d'autres types dont nous ne nous occuperons pas ici. La couverture végétale est constituée par une strate muscinale formant un tapis humide composé principalement du genre *Sphagnum*; cette strate muscinale présente une acidité allant de pH 3.8 à 4.6; elle persiste en milieu très pauvre en sels, sans contact ou presque avec un sol minéral. Elle est elle-même le biotope d'une végétation herbacée et sous arbustive très particulière.

On sait aujourd'hui que les espèces des Hautes-Fagnes appartiennent aux associations des tourbières acides à caractère boréo-atlantique ou médio-européen et qu'elles s'y retrouvent partout où les faciès ne sont pas dégradés.

Les complexes biogéographiques des tourbières à *Sphagnum* hygrophiles sont extrêmement instables étant donné l'accommodabilité réduite de ces espèces de mousses ainsi que la spécialisation extrême de leurs exigences (pH, oxygène, oligotrophie, symbiose, etc. . . .). Le point important est que ce sont les *Sphagnum* qui entretiennent les conditions de milieu qui sont favorables à leur propre croissance, comme à celle des autres espèces de la communauté et que toute altération touchant la biologie des mousses entraîne, non seulement la disparition de celles-ci, mais aussi celle des autres plantes: *Erica tetralix*, *Eriophorum* div. sp. (Linaigrette), *Oxycoccus quadripetalus* (Canneberge), *Narthecium ossifragum*, *Andromeda polifolia* (Andromède), *Empetrum nigrum*, etc. . . ., groupées phytosociologiquement, selon les endroits, en associations particulières définies par les spécialistes dans leurs nombreux travaux sur la végétation des tourbières (Ericeto-Sphagnetalia, SCHWICKERATH — 1940, voir J. LOUIS

*) Reçu par la rédaction le 1.X.1953.

et J. LEBRUN — 1942, J. LEBRUN et coll. — 1949, P. DUVIGNEAUD — 1949, VAN DEN BERGHEN — 1951).

Nous examinerons attentivement les facteurs biologiques compliqués et précis dont dépend la permanence d'une tourbière. La vulnérabilité de cette formation végétale semble avoir échappé à beaucoup.

Nous étudierons ensuite le rôle de ces tourbières aux points de vue hydrologique, forestier et économique. Mais il convient tout d'abord de prendre contact avec certains faits qui concernent tout particulièrement la région des Hautes-Fagnes.

CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES

DES TOURBIÈRES DU PLATEAU DE LA BARAQUE-MICHEL.

Les tourbières bombées ne sont pas établies sur toute la surface des Hautes-Fagnes. Elles occupent uniquement les légères dépressions qui marquent les pentes entre les crêtes et les rivières. Elles sont surtout développées aux têtes de sources des rivières, dans les zones largement étalées en amphithéâtres. Dans l'ensemble, boisées ou non, elles occupent 80 % de la superficie du territoire.

Elles sont relativement anciennes, postérieures à la dernière glaciation car il n'y a pas dans la tourbe de traces de dépôts interglaciaires. Les spectres polliniques ont montré qu'elles ont commencé à se former il y a plus de 7000 ans vers la fin de la période préboréale (R. BOUILLENNE, M. BOUILLENNE-WALRAND, S. DEFOSSEZ — 1937). Certains auteurs ont classé la tourbe du fond des viviers comme formée pendant ou au début de la période préboréale (FLORSCHÜTZ et VAN OYE — 1938).

L'importance du rôle joué par la couverture végétale (*Ericeto-Sphagnetalia*) dans la formation et l'évolution des tourbières est souvent ignorée ou mal comprise. C'est pourquoi nous croyons utile, après avoir exposé les quelques faits précédents, d'examiner les rapports entre la végétation et la tourbe.

FACTEURS BIOLOGIQUES

DONT DÉPEND L'EXISTENCE D'UNE TOURBIÈRE.

Comme nous l'avons dit, la biologie des espèces de *Sphagnum* est exceptionnelle. Ces mousses vivent dans des conditions spécialisées de marécages à forte acidité et à très faible teneur en sels minéraux. Elles ont un considérable pouvoir de rétention de l'eau météorique grâce à leur organisation foliaire qui comporte des cellules très grandes, véritables réservoirs d'eau et grâce aux dispositions des tiges et des rameaux qui, formant une sorte de feutrage, s'imprègnent largement par capillarité. Par 100 gr de matières sèches, elles sont capables de tenir entre 2.400 et 3.550 gr d'eau dont 70 % sont mobiles s'égouttant vers le bas ou s'évaporant et que la pluie restitue (R. BOUILLENNE et A. WILLAM — 1938).

Ces organismes grandissent chaque année vers le haut tandis que leurs parties inférieures meurent, se tassent, noircissent et deviennent de la tourbe. Ainsi, l'épaisseur de la tourbière augmente progressivement... davantage là où les *Sphagnum* poussent vite. Les conditions les plus favorables sont généralement situées au centre des dépressions du sol argileux dans lesquelles le marécage s'est établi originellement. Il en résulte que c'est en ces endroits que les bombements de la haute tourbière se manifestent.

Les propriétés biologiques de *Sphagnum* sont responsables de la transformation du matériel végétal en tourbe. En effet, la putréfaction qui normalement s'empare de toute matière organique est ici ralentie ou interrompue. Les raisons en sont encore discutées, mais il semble bien démontré par des récents travaux que c'est la sécrétion

par les *Sphagnum* vivants, de corps spéciaux, qui tient en arrêt le développement des microorganismes de putréfaction. En effet, grâce à un métabolisme très particulier, les *Sphagnum* sont capables de faire la synthèse et de lâcher dans l'eau des complexes organiques bactériostatiques et bactéricides. Ces complexes sont des acides; mais ce n'est pas leur acidité en tant que telle qui joue un rôle actif à ce point de vue (J. RAMAUT, diverses publications Laboratoires des Fagnes — 1946-1948).

Lorsqu'en surface, le *Sphagnum* et les espèces accompagnantes (*Sphagnetalia*) disparaissent, il n'y a plus formation de tourbe: dans les tourbières bombées, seul le *Sphagnetum* est turfigène.

La tourbe est une accumulation de restes végétaux dont la structure est remarquablement conservée et permet de reconnaître au microscope feuilles ou parties de feuilles, branches, grains de pollen, cellules diverses, fruits, et même on y retrouve des troncs d'arbres entiers. On peut ainsi, comme nous l'avons signalé plus haut, reconstituer l'histoire des tourbières et l'évolution des climats depuis l'origine des dépôts végétaux. Selon leur nature, les matériaux entassés laissent entre eux des fissures plus ou moins grandes, le long desquelles glisse généralement une eau relativement mobile. Celle-ci s'évacue par des sortes de tunnels qui sillonnent le fond des tourbières le long des lignes de pente. La résurgence en est reconnaissable par la nature des associations végétales qui caractérisent ces endroits (F. DARIMONT, 1939).

En gros, la masse noire est de consistance colloïdale d'autant plus marquée que l'on se rapproche des niveaux anciens, c'est-à-dire du fond de la tourbière. Comme tous les colloïdes émuloïdes, le complexe tourbeux s'imbibe d'eau jusqu'à saturation avec une grande puissance d'attraction; il est capable, lorsqu'il est sous-imbibé, de retirer l'eau du tapis du *Sphagnum* qui le recouvre. Au-delà du point de saturation, il continue à s'imprégner, dans la mesure où le tapis végétal est lui-même capable de lui procurer un excès d'eau. A ce moment, la tourbe se comporte comme un filtre à travers lequel l'eau passe par simple gravité.

Par 100 grammes de matière sèche, la tourbe peut contenir suivant le moment de son prélèvement en place dans la tranche d'une tourbière et suivant le niveau, entre 1.000 et 1.962 grammes d'eau. La teneur en eau la plus forte est généralement observée vers un mètre de profondeur. Mais, si au lieu d'une tourbe égouttée, on pèse une masse hydratée au maximum après la pluie ou trempée au laboratoire ou bien encore prélevée dans le marécage, on constate que 100 grammes de matière sèche peuvent incorporer 6.000 grammes d'eau. Dans cette éventualité, en plus de l'eau prise pour la saturation du colloïde, qui représente entre 16.6 et 22.7 % du poids total, il y a celle qui est absorbée par capillarité. Cette dernière peut être évaluée de 67.3 % à 83.3 % du poids total (R. BOUILLENNE, 1938; P. DEUSE et J. RAMAUT, 1953).

Le pH de la tourbe se maintient aux environs de 4.6, malgré des légères fluctuations correspondant aux mois d'hiver et aux mois secs de l'été (L. DELARGE — 1939).

LA VÉGÉTATION DU SPHAGNETUM ET LA TOURBE QU'ELLE FORME SONT STRICTEMENT LIÉES ENTRE ELLES.

Les observations faites à la Station Scientifique des Hautes-Fagnes depuis près de 25 ans, par des compatriotes et aussi par des étrangers qui y ont séjourné, ont montré que:

1) D'une part, le *Sphagnetum* alimente en eau la masse tourbeuse et la protège contre la dessiccation. La considérable capacité en eau du *Sphagnetum* est entretenue non seulement par la pluie mais aussi par le brouillard. De plus, le rôle protecteur du *Sphagnetum* contre la sécheresse se révèle lorsque ces mousses deviennent blanchâtres; elles forment, à cause de leur mauvaise conductibilité thermique et de leur feutrage épais, une sorte de couverture qui sépare les parties inférieures des conditions de haute température et de sécheresse préjudiciables à l'état colloïdal

de la tourbe. Cette protection existe également là où la tourbe est à nu entre les coussins de *Sphagnum*: il se forme une pellicule d'Algues filamenteuses, reviviscentes à membranes mucilagineuses, collant à la surface de la tourbe et empêchant l'altération de celle-ci. Ces Algues sont écologiquement associées au *Sphagnetum*.

Lorsque, par accident, la tourbe se dessèche exagérément et atteint un certain seuil de teneur en eau, elle subit une transformation dans sa structure physique, et perd ses propriétés colloïdales (CLOSSET et CRUCIFIX — 1938); elle devient irréversiblement une matière incapable de se réimbiber, se désagrégeant sous forme pulvérulente entraînée par le ruissellement, troublant la pureté des eaux des ruisseaux et rivières en aval; elle subit, loin du *Sphagnetum*, les phases d'une décomposition qui libère des substances diverses (sels de Fe et de Mn que la tourbe a fixés pendant des siècles grâce à sa fonction filtrante) et des matières humiques en dissolution. Cette libération se fait sous des complexes organiques difficiles à éliminer par les techniques de la purification des eaux.

On peut donc affirmer que le *Sphagnetum* stabilise la masse tourbeuse quant à sa structure colloïdale par une protection efficace contre une déshydratation excessive et quant à sa complexité chimique par les conditions antiseptiques qu'il y entretient.

Cette stabilisation de la structure colloïdale de la tourbe et son maintien en état de non désagrégation ne sont pas dépourvus d'intérêt quand on considère le souci que l'on prend pour distribuer de l'eau pure à une large clientèle industrielle ou privée et quand on est informé que seul le *Sphagnetum* est capable de maintenir spontanément la pureté des eaux de Fagnes en assurant leur filtration dans une tourbe durable et leur stérilisation par des substances antibiotiques naturelles.

Nous reviendrons plus loin sur le rôle quantitatif du *Sphagnetum* au point de vue de la régulation de la circulation hydrique.

2) D'autre part, la vie d'un *Sphagnetum* turfigène est sous la dépendance des conditions très particulières (substratum d'argile imperméable, ou de tourbe intacte et humide, abondance d'eau oligotrophique, etc. . .).

Toute altération dans la structure d'une masse tourbeuse (consistance colloïdale, degré de compacité, pouvoir d'imbibition, capacité en eau et en air, etc. . .) détermine une diminution de la croissance du *Sphagnetum* pouvant aller jusqu'à la disparition à la fois des mousses et des plantes accompagnantes, caractéristiques des divers *Sphagnetalia*. On constate parallèlement que dans ces conditions une Graminée (*Molinia caerulea*) se substitue aux associations typiques et hâte leur élimination par ses longues feuilles recouvrantes, formant un „Mulch”¹⁾ épais.

Les conditions exactes qui déterminent en pleine tourbière l'installation de *Molinia* en peuplements presque purs, appelés de ce fait *Molinietosum*, ne sont pas encore élucidées complètement. Cependant, on a pu observer que *Molinia* s'établit partout où la masse tourbeuse d'une tourbière est altérée: en bordure de la tranche des exploitations de tourbe, sur le fond abandonné de ces exploitations, le long des fossés de drainage traversant un *Sphagnetum* intact, sur les surfaces ayant subi l'action d'incendies d'herbes ou de Bruyères, dans lesquels le feu n'a pas entamé le substratum etc. . . .

Paul DEUSE, Conservateur de la Station Scientifique est actuellement attaché à la recherche des causes qui font que la végétation typique de tourbières bombées des Hautes-Fagnes est presque partout remplacée par *Molinia*. Nous attachons à la réalisation de ce travail la plus grande importance. *Molinia* existe normalement parmi la végétation de certaines prairies non amendées et de certaines associations forestières (C. VAN DEN BERGHEN — 1951); mais il est surprenant de voir s'établir la domination exclusive de cette plante sur tourbe dégradée.

¹⁾ MULCH: Litière formée par les abondantes feuilles abandonnées par la plante à la fin de chaque période végétative.

Dans tous les cas, le tapis de *Molinia* n'est pas turfigène et son installation provoque l'arrêt de la formation de la tourbe.

De nos jours, le remplacement du *Sphagnetum* par un *Molinietosum* sur tourbière altérée s'amplifie au point qu'un même observateur peut s'en rendre compte en peu d'années. Il intéresse de plus en plus les 15.000 hectares du Haut-Plateau ainsi que la totalité des autres régions tourbeuses de la Haute-Ardenne. Il est une indication d'un déséquilibre entre la végétation du *Sphagnetum* et le substrat colloïdal. Les biologistes considèrent comme prochain le moment où les tourbières cesseront d'être actives et où les dépôts anciens se dégraderont progressivement.

Ainsi donc, les *Sphagnetalia* sont liés à la tourbe parce qu'ils en déterminent la formation et aussi parce qu'ils l'entretiennent en eau, l'empêchent de se dessécher exagérément et l'imprègnent de produits de conservation. Réciproquement, la tourbe humide et colloïdale est l'un des substrats les plus favorables à la croissance et au maintien de divers *Sphagnetalia* puisqu'ils disparaissent sur tourbe altérée et drainée et qu'ils sont remplacés par d'autre groupement comme les faciès à *Molinia* non turfigène.

Cette double relation maintient en somme un équilibre biologique qui est fort peu stable et qui, une fois détruit, n'est pas réversible dans l'état actuel des Hautes-Fagnes. Les tourbières en activité sont les artisans de leur propre existence.

En résumé,¹ les hautes tourbières qui se sont établies sur le plateau de la Baraque-Michel, il y a plus de 7.000 ans, pendant les périodes boréales, atlantiques, sub-boréales et sub-atlantiques, résultent de la croissance d'une végétation très particulière et très instable (tapis de mousses, principalement du genre *Sphagnum*, accompagnés de plantes spéciales diverses et formant un ensemble d'associations végétales groupées sous le nom de „*Sphagnetalia*”).

Ces tourbières bombées se sont épaissies et agrandies grâce au maintien de certains équilibres biologiques et hydriques qui dépendent des relations réciproques entre les végétations *Sphagnetalia* et la tourbe sous-jacente.

Les *Sphagnetalia* sont responsables des conditions aboutissant à la formation de la tourbe; la tourbe de son côté est le substrat le plus approprié à la vie des *Sphagnetalia*. Les *Sphagnetalia* retiennent l'eau météorique, en ralentissent le glissement à la surface des tourbières et l'imprègnent des produits antibiotiques naturels que le *Sphagnum* synthétise; la tourbe, une fois que sa masse colloïdale est saturée, s'imprègne de l'eau des *Sphagnetalia*, la filtre, la conduit par gravité jusqu'à la base imperméable de la tourbière et la restitue après une percolation dont la vitesse est en rapport avec sa structure colloïdale et les fissures qui s'y présentent.

La destruction de ces équilibres est actuellement en cours; elle est due à l'assainissement par drains, que ceux-ci soient ou non suivis de plantations d'épicéas.

Les *Sphagnetalia* sont étouffés et disparaissent sous des végétations non turfigènes; la tourbe s'affaisse, se désagrège, perd ses propriétés et, sa structure devenant pulvérulente, elle est entraînée par érosion dans des fossés qui s'approfondissent dangereusement jusque l'argile de base.

La question de savoir si la plantation de bois d'épicéas excuse ou justifie la dégradation systématique des tourbières des Hautes-Fagnes est posée aujourd'hui avec clarté étant donné les résultats acquis.

Nous concluons que les tourbières bombées, épaisses et vivantes, sont plus efficaces au point de vue de la régulation des eaux et du maintien de leur qualité

1) qu'un bois d'épicéas planté sur tourbe, car un tel bois planté sur tourbe de plus de 0,50 m d'épaisseur pousse mal et finit par détruire la tourbe. . . .

2) qu'un bois planté à l'emplacement d'une tourbière dont la tourbe a été enlevée et ne laisse à la disposition de racines qu'une argile imperméable et stérile. Un tel bois est improductif et ne crée pas un humus suffisant pour tenir une nappe aquifère

équivalente à celle qui existe dans deux ou trois mètres de tourbe;

3) enfin, qu'un bois d'épicéas planté sur tourbe de 50 cm d'épaisseur. Celui-ci pousse assez bien, mais la nappe aquifère de cette plantation est nécessairement celle de la tourbe. Malheureusement, cette tourbe sera détruite par le bois et la nappe aquifère de la tourbe en sera diminuée d'autant.

La réserve d'eau des Hautes-Fagnes est principalement située dans les tourbières et non dans les boisements réalisés en lieu et place de ces tourbières. D'une comparaison entre le rôle d'une tourbière et celui d'une plantation faite sur bonne terre perméable et fertile, on ne peut tirer aucun argument scientifique. Seule compte la comparaison entre le rôle d'une tourbière et celui d'une plantation établie sur le même sol stérile et imperméable.

(Université de Liège, Institut de Botanique
et Station Scientifique des Hautes-Fagnes)

BIBLIOGRAPHIE.

- BOUILLENNE, R., 1926 — La Station Scientifique de l'Université de Liège au Plateau de la Baraque Michel. Editions de la Vie Wallonne, Liège.
- , 1926 — Evolution récente de la végétation des Hautes-Fagnes. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*, **54**, 2.
- , 1934 — Les eaux des Tourbières du Plateau de la Baraque Michel. *An. Soc. Géol. de Belgique*, **54**, 5.
- et M. BOUILLENNE, 1935 — Contribution à la Phytogéographie des Hautes-Fagnes en Belgique. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*.
- , 1938 — Le futur Parc National des Hautes-Fagnes. *Bull. Assoc. „Amis de la Fagne”*, **1**.
- , M. BOUILLENNE-WALRAND, S. DEFOSSEZ et coll., 1937 — Les Viviers du Plateau de la Baraque-Michel. *Bull. de la Soc. Roy. des Scic.*, Liège.
- CRUCIFIX, N., et A. CLOSSET, 1938 — Imbibition avant et après dessiccation de la tourbe du plateau de la Baraque-Michel. *Bull. Soc. Roy. des Scic.*, Liège.
- DARIMONT, F., 1939 — Un groupement à „*Cirsium Palustre*” et „*Angelica silvestris*” sur le Plateau des Hautes-Fagnes. 63ème session de l'A.F.A.S., Liège.
- DELARGE, L., 1939 — Variation du pH des eaux des Tourbières de la Baraque-Michel sous l'influence de la pluie et de la sécheresse. 63ème session de l'A.F.A.S., Liège.
- , 1953 — Reflets d'une âme 1914—1940. Ed. Vaillant-Carmanne, Liège. (Edition posthume présentée par DELARGE père).
- DEUSE, P., et J. RAMAUT, 1953 — Contribution à l'étude de la perméabilité de la tourbe. En voie de publication.
- DUVIGNEAUD, P., 1939 — Classification phytosociologique des tourbières de l'Europe. *Bull. Soc. Roy. Bot. de Belgique*.
- FLORSCHÜTZ, F., et E. L. VAN OYE, 1938 — Over de ouderdomsbepaling van de Vijvers op het plateau van het Belgisch Hoogveen. *Tijdschr. Kon. Nederl. Aardrijksk. Genootsch.* **55**, p. 454—461.
- FOURMARIER, P., 1923 — Les prétendus phénomènes glaciaires de la Baraque-Michel. *Bull. Ac. Roy. Sci. de Belgique*.
- FREDERICQ, L., 1904 — La Faune et la Flore glaciaire du Plateau de la Baraque-Michel. *Bull. Ac. Roy. Sci. de Belgique*, Déc.
- LEBRUN, J., et coll. 1949 — Les Associations végétales de Belgique. *Communic. 8. du Centre de Recherches Ecologiques et Phytosociologiques de Gembloux*.
- LOUIS, J., et J. LEBRUN, 1942 — Premier aperçu sur les groupements végétaux en Belgique. *Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. Gembloux*.
- SCHWICKERATH, M., 1944 — Das hohe Venn und seine Randgebiete. *Pflanzensoziologie*, Band **6**, Fischer, Jena.
- VANDEN BERGHEM, C., 1951 — Landes tourbeuses et tourbières bombées à Sphaignes de Belgique. *Communic. 17 du Centre de Cartographie phytosociologique et Centre de Recherches Ecologiques et Phytosociologiques de Gembloux*.
- , 1951 — Les Prairies à *Molinia* de Belgique. *Communic. 15 du Centre de Cartographie phytosociologique et Centre de Recherches écologiques et Phytosociologiques de Gembloux*.

BOTANIQUE

**Modifications de Ph apportées par la Tourbe
et le Sphagnum secs aux solutions salines
et à l'eau bidistillée,**

par J. RAMAUT (*)
Assistant à l'Université de Liège.

Résumé. — Ce travail a pour but d'expliquer les causes de l'acidification de l'eau bidistillée et des solutions salines, par la tourbe ou par le Sphagnum.

Nos expériences montrent que :

1. La tourbe séchée ajoutée à des solutions salines et à l'eau bidistillée les acidifie. L'intensité de l'acidification dépend du pH initial des solutions ou de l'eau.

2. De même, Sphagnum sec (tué) introduit dans l'eau bidistillée l'acidifie. Si nous renouvelons périodiquement le milieu, nous constatons que Sphagnum acidifie de moins en moins ; tout se passe comme s'il existait dans la mousse un bagage substantiel acide diffusant dans le milieu et s'épuisant au cours des renouvellements successifs.

3. Sphagnum sec (tué), extrait par différents solvants, ajouté à l'eau bidistillée l'acidifie plus faiblement que Sphagnum non extrait. Certains solvants, en particulier l'alcool, enlèvent au Sphagnum des substances acides qui contribuent à l'acidification du milieu.

La tourbe est un sol d'origine végétale qui se rencontre en de nombreux points du globe et qui présente soit une réaction acide, soit une réaction alcaline ; cette réaction dépend de l'origine et des conditions de formation du dépôt.

A cette acidité ou basicité naturelles s'ajoutent différentes propriétés qui sont à la base de l'utilisation industrielle de la tourbe. Actuellement, elle trouve usage en agriculture (engrais-composts), en horticulture, papeterie, tannerie, etc... et dans la confection de litières pour le bétail. La plupart de ces utilisations sont liées à la faculté que possède la tourbe, alcaline ou acide,

(*) Présenté par R. BOUILLENNE.

d'absorber l'eau et d'adsorber les bases du milieu dans lequel on la plonge ou simplement celles du milieu environnant. Signalons que Sphagnum, mousse turfigène des tourbières acides, jouit des mêmes propriétés absorbantes et adsorbantes, qui sont également à la base de son utilisation en différents domaines.

Les pouvoirs absorbants et adsorbants sont connus depuis longtemps et résultent, comme le démontrent de nombreux travaux, de la structure colloïdale de la tourbe.

On attribue également à la tourbe (type acide) fraîche ou séchée ainsi qu'au Sphagnum, la faculté d'acidifier le milieu dans lequel on les plonge.

L'explication de ce mécanisme a fait l'objet de nombreux travaux qui ont abouti à des hypothèses variées et parfois contradictoires ; nous rappellerons brièvement les hypothèses principales :

1. — En 1847, SPRENGEL (1) écrit que la tourbe est capable de décomposer et de solubiliser le phosphate tricalcique et attribue cette scission et solubilisation à l'action d'un acide présent dans la tourbe ou le Sphagnum.

2. — En 1906, PAUL (2) attribue l'acidification du milieu à la sécrétion, par les membranes cellulaires du Sphagnum, d'un acide inconnu.

3. — En 1910, BAUMANN et GULLY (3) propagent l'idée que l'humus et les membranes cellulaires du Sphagnum sont capables d'échanger des ions avec le milieu environnant ; de cette manière, des ions H^+ sont libérés par adsorption de cations.

4. — En 1934, BAAS-BECKING et NICOLAI (4) reprennent l'hypothèse de BAUMANN et GULLY en étudiant les tourbières de la Drenthe. Il semble que dans ces tourbières, riches en chlorures (4,9 mgr/l), le jeu des échanges ioniques soient au moins partiellement acceptables pour expliquer les pH de 3.8-3.9, que l'on y rencontre.

5. — En 1939, L. DELARGE (5) dans un travail malheureusement inachevé par la mort de l'auteur, insistait sur le rôle du complexe biologique « *Sphagnetum* » dans les pH très acides observés dans les tourbières de la Baraque-Michel en Belgique.

6. — En 1939-40, G. VAN BENEDEN (6) émettait l'hypothèse

que l'acidité des tourbières serait partiellement due à des phénomènes d'adsorption auxquels s'ajouterait une acidité due à des substances organiques d'origine biologique.

En ce qui concerne les actions de surface, l'abondance des sulfates, dans certaines tourbières de la région de Spa, permet à l'auteur d'appuyer les vues de BAUMANN et GULLY et celles de BAAS-BECKING.

7. — En 1950, S. VILLERET (7) estime que le gaz carbonique dissout joue un rôle déterminant dans l'établissement des pH acides des eaux des tourbières à Sphaignes.

Cette position a été critiquée par D. A. WEBB, au Congrès de Stockholm, en 1950 ; il ne pense pas que le CO_2 permette d'atteindre des pH de l'ordre de 4, en présence de l'air.

De toutes ces hypothèses, il ressort que :

D'une part, l'acidification résulte d'une sécrétion par *Sphagnum* d'un acide non encore identifié ; il est logique de penser que dans la tourbe, cet acide s'accumule et lui confère son activité acidifiante.

D'autre part, l'acidification du milieu, en présence de *Sphagnum* ou de tourbe, provient de phénomènes physico-chimiques d'adsorption.

Enfin, une troisième hypothèse pense que le phénomène d'acidification dérive à la fois de processus physique d'adsorption et de la présence d'acides organiques d'origine biologique.

En présence de ces hypothèses, nous avons repris la question ; nous avons tout d'abord étudié :

1) Les modifications de pH apportées par la tourbe à diverses solutions salines comparativement à celles qui se présentent lorsque l'on ajoute de la tourbe à de l'eau bidistillée.

2) Les modifications de pH apportées par *Sphagnum* sec à l'eau bidistillée.

3) Les modifications de pH apportées par *Sphagnum* sec, traité par des solvants, à de l'eau bidistillée.

Dans nos premiers essais, nous avons contrôlé les modifications apportées à la concentration en ions H^+ de diverses solutions salines et de l'eau bidistillée, par addition de quantités croissantes de tourbe.

I. MODIFICATIONS DE pH APPORTÉES PAR LA TOURBE
SÉCHÉE ET BROYÉE À DIFFÉRENTES SOLUTIONS SALINES
ET À L'EAU BIDISTILLÉE.

Mode opératoire :

A 100 cc. d'une solution saline, M /100, de pH connu, on ajoute des quantités de tourbe en progression géométrique de raison 2, depuis 1,5 mgr jusqu'à 26,6 gr. On abandonne à la température du laboratoire pendant 22 et 24 heures, puis on détermine le pH par potentiométrie. On procède de la même manière avec l'eau bidistillée. Nos résultats sont rassemblés dans le tableau I.

L'examen du tableau I donne lieu aux observations suivantes :

1. Toutes les solutions salines utilisées sont acidifiées au contact de la tourbe.

2. L'augmentation de la concentration en ions H^+ de la solution saline dépend directement de la quantité de tourbe ajoutée ; plus cette quantité croît, plus le pH de la solution devient acide. Les résultats montrent qu'il existe une quantité limite de tourbe au-delà de laquelle l'acidification de la solution ne progresse pas (diagramme I).

3. Au voisinage de cette quantité limite (environ 25,6 gr), on constate que la chute de pH dans les diverses solutions salines (différence entre le pH initial de la solution et celui que l'on atteint après 22 heures d'expérience en présence de 25 gr. de tourbe) présente des valeurs très voisines :

Solution de Na Cl	—	2.20
» de Na NO ₃	—	2.25
» de Na ₂ SO ₄	—	2.15
» de KBr	—	2.25
» de Mg SO ₄	—	2.40
» de Sr (NO ₃) ₂	—	2.68

Tout semble se présenter, comme s'il s'agissait partout d'une seule et même solution saline. Deux sels font exception, le Chlorure de lithium, qui se distingue par une forte acidification au

TABLEAU I. — Modifications de pH apportées en 22 et 24 h. à diverses solutions salines et à l'eau bidistillée par des quantités croissantes de tourbe séchée.

Nature des Solutions salines [100 C. C. M/100].		Quantités de tourbe ajoutées en gr.															
	pH au départ	0	0.0015	0.003	0.006	0.012	0.025	0.05	0.1	0.2	0.4	0.8	1.6	3.2	6.4	12.8	25.6
LiCl	8.35	8.35 V-1.65	6.7 V-1.65	6.5 V-1.85	6.6 V-1.75	6.5 V-1.85	6.55 V-1.80	6.2 V-2.15	5.3 V-3.05	4.9 V-3.45	4.5 V-3.85	4.3 V-4.05	4.1 V-4.25	3.98 V-4.37	3.81 V-4.54	3.79 V-4.56	3.69 V-4.66
NaCl	6.0	6.0 V-0.1	5.9 V-0.1	5.92 V-0.08	5.70 V-0.3	—	4.85 V-1.15	4.60 V-1.40	4.40 V-1.60	4.20 V-1.80	4.02 V-1.98	4. V-2	3.9 V-2.1	3.87 V-2.13	4. V-2.2	3.85 V-2.15	3.80 V-2.2
BaCl ₂	5.6	5.6 V-0.35	5.25 V-0.35	5.27 V-0.33	5. V-0.60	4.75 V-0.85	4.40 V-1.20	4.10 V-1.50	3.80 V-1.60	3.70 V-1.90	3.65 V-1.95	3.50 V-2.10	3.48 V-2.12	3.30 V-2.30	3.28 V-2.32	3.30 V-2.30	3.30 V-2.30
HgCl ₂	4.1	4.1 V-0.15	3.95 —	—	3.90 V-0.20	3.75 V-0.35	3.80 V-0.30	3.70 V-0.40	3.60 V-0.50	3.50 V-0.60	3.32 V-0.78	3.30 V-0.80	3.12 V-0.98	3.05 V-1.05	2.95 V-1.15	3. V-1.1	2.90 V-1.2
NaNO ₃	6.2	6.2 —	—	—	—	—	5.6 V-0.6	4.8 V-1.4	4.5 V-1.7	4.3 V-1.9	4.1 V-2.1	3.9 V-2.3	3.9 V-2.3	3.75 V-2.45	3.8 V-2.4	3.6 V-2.6	3.65 V-2.55
Sr(NO ₃) ₂	6.05	6.05 V-0.15	5.9 V-0.15	5.9 V-0.15	5.7 V-0.35	5.39 V-0.66	4.70 V-1.35	4.40 V-1.65	4.00 V-2.05	3.80 V-2.25	3.65 V-2.40	3.60 V-2.45	3.50 V-2.55	3.45 V-2.60	3.42 V-2.63	3.35 V-2.70	3.37 V-2.68
Na ₂ SO ₄	6.0	6.0 V-0.10	5.9 V-0.10	5.9 V-0.1	5.7 V-0.3	5.4 V-0.60	4.8 V-1.20	4.75 V-1.25	4.55 V-1.45	4.40 V-1.60	4.30 V-1.70	4.15 V-1.85	4.15 V-1.85	4.10 V-1.90	4. V-2	3.8 V-2.20	3.85 V-2.15
MgSO ₄	6.1	6.1 V-0.1	6.10 V-0.02	6.08 V-0.02	5.80 V-0.30	4.80 V-1.30	—	4.40 V-1.70	4.25 V-1.85	4.10 V-2	3.92 V-2.10	4. V-2.25	3.85 V-2.35	3.75 V-2.35	3.75 V-2.40	3.70 V-2.40	3.70 V-2.40
KBr	5.9	5.9 V-0.20	5.7 V-0.20	5.7 V-0.20	5.6 V-0.30	5.1 V-0.80	4.8 V-1.1	4.5 V-1.4	4.39 V-1.51	4.10 V-1.80	3.98 V-1.92	3.85 V-2.05	3.8 V-2.1	3.68 V-2.22	3.65 V-2.25	3.59 V-2.31	3.65 V-2.25
Eau distillée	6.5	6.2 V-0.3	—	—	6.2 V-0.3	6.3 V-0.2	6.1 V-0.4	6.05 V-0.45	5.9 V-0.6	5.55 V-0.95	5.3 V-1.20	5.2 V-1.30	5.15 V-1.35	4.6 V-1.9	4.3 V-2.2	4.25 V-2.25	3.92 V-2.58

V*-Différence entre le pH initial de la solution et le pH atteint après 22 et 24 h.

contact de la tourbe, chute de pH égale à 4.4 et le Chlorure mercurique, par sa faible acidification au contact de la tourbe, chute de pH de la solution 1.2.

Cette dernière remarque nous amène à considérer le pH initial des solutions salines et nous remarquons alors que la solution Li Cl est très alcaline: pH 8.35; tandis que la solution de Hg Cl₂ est assez acide: 4.1. Il semblerait que la chute de pH, dans chaque solution, est liée, non pas à la nature du sel, mais bien au pH initial de la solution dans laquelle on plonge la tourbe.

4. Une mesure de pH, réalisée après 24 heures de contact entre tourbe et solution, donne la même valeur qu'après 22 heures.

5. Dans l'eau bidistillée, tout comme dans les solutions salines, l'augmentation de la concentration en ions H⁺ dépend de la quantité de tourbe ajoutée; plus cette quantité croît, plus l'acidité du milieu est grande. Il existe cependant une quantité de tourbe limite au-delà de laquelle l'acidification de l'eau ne progresse plus. (Diagramme I).

6. On constate, au voisinage de cette quantité limite une chute de pH de 2.5 unités (6.5-3.92) et l'on s'aperçoit que cette chute de pH est du même ordre de grandeur que celle observée dans les diverses solutions salines.

La tourbe se comporte de manière identique dans les solutions salines et dans l'eau bidistillée; *elle acidifie le milieu* dans les mêmes limites de pH.

Rappelons que BAUMANN et GULLY (3), se basant sur une observation de SPRENGEL (1), ont mesuré le taux d'hydrogène libéré des différents sels par 100 gr de tourbe ou de Sphagnum sec. Ils ont exprimé les résultats en gr d'H₂ par 100 gr de tourbe ou de Sphagnum sec. Le tableau II reprend quelques résultats qu'ils ont obtenus.

Diagramme I

Acidification d'une solution de NaCl et de l'eau bidistillée en fonction de quantités croissantes de tourbe.

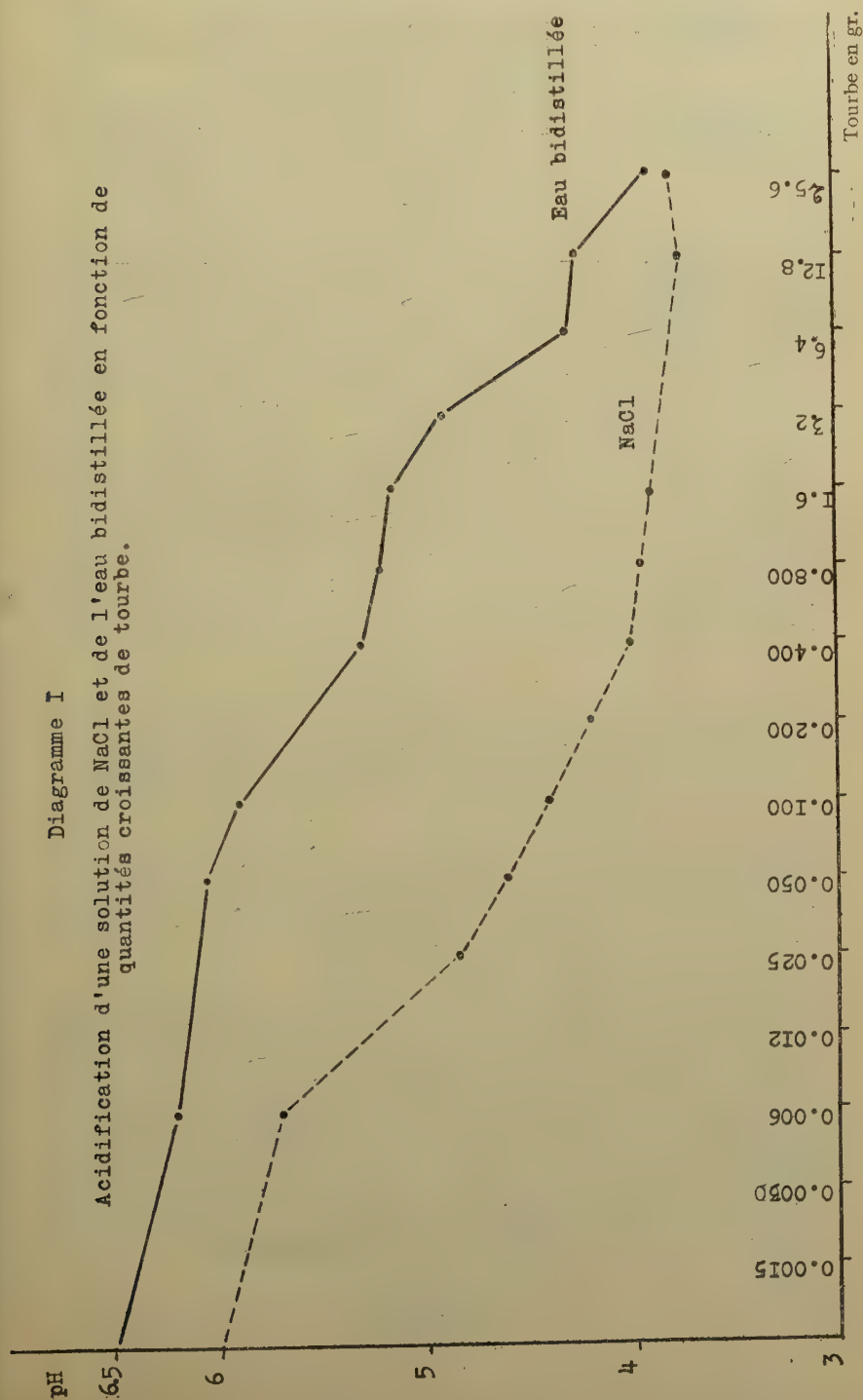


TABLEAU II. — *Acidification de diverses solutions salines par la tourbe et le Sphagnum secs.*

Solutions salines	Sphagnum en gr H ₂ par 100 gr de	pH	Tourbe en gr H ₂ par 100 gr de	pH
Sodium chloride	0.0122	4.1	0.0199	4.3
Potassium sulphate	0.0207	4.31	0.0253	4.40
Calcium chloride	0.0144	4.15	0.0162	4.20
Ammonium sulphate	0.0253	4.40	0.0300	4.78
Potassium iodite	0.0119	4.07	0.0120	4.08
Sodium nitrate	0.0224	4.35	0.0205	4.31
Sodium sulphite	0.0778	4.89	0.1092	4.04
Sodium formate	0.0706	4.84	0.0852	4.93
Sodium butyrate	0.0675	4.83	0.0836	4.92
Sodium salicylate	0.0491	4.69	0.0563	4.75
Calcium acetate	0.0840	4.92	0.0109	4.04

Dans leur travail, BAUMANN et GULLY (3) s'attachent au fait que Sphagnum et la tourbe sont capables de scinder des sels tels le NaCl, enlevant la base et libérant l'acide. Ils prétendent que, si un acide est responsable de ces faits, on doit supposer qu'un acide organique insoluble est capable de scinder une combinaison aussi forte que le NaCl, en produisant un sel sodique insoluble et en libérant HCl. BAUMANN et GULLY considèrent la chose comme impossible et ainsi rejettent implicitement les vues de SPRENGEL comme celles de PAUL.

Ils pensent, au contraire, que la réaction est due à la présence de substances colloïdales qui adsorbent la base et libèrent l'acide ; dans le cas de Sphagnum, ces substances colloïdales seraient localisées dans les parois cellulaires de la mousse. Pour supporter cette manière d'interpréter les faits, ils invoquent les arguments suivants :

1. La conductivité de Sphagnum est très faible.

2. Quand Sphagnum agit sur un sel, le taux d'acide libéré est relatif à la quantité de Sphagnum employé.

3. Les taux d'acides libérés des divers sels sont très différents.

4. Les bases bivalentes sont adsorbées plus activement que les monovalentes.

En ce qui concerne ces deux derniers arguments, les résultats de BAUMANN et GULLY traduits en valeurs de pH (tableau II) ainsi que les nôtres ne les confirment pas ; les taux d'acides libérés ne semblent pas différents d'un sel à l'autre, les pH sont très voisins et les bases bivalentes ne sont pas adsorbées plus activement que les monovalentes (tableau I).

Jusqu'à présent, nos premiers résultats n'apportent pas d'indications précises concernant le phénomène qui se passe dans le milieu, au contact de la tourbe ; on ne peut invoquer des actions de surface de préférence à une simple dissolution de composés acides mais on peut souligner l'importance du pH initial de la solution saline ou de l'eau ; celui-ci paraît clairement plus actif dans la détermination de l'intensité d'acidification que la nature du sel employé (tableau I).

Étant donné les rapports étroits qui unissent Sphagnum et tourbe, nous avons examiné l'action du Sphagnum sec et broyé sur l'eau bidistillée.

2. MODIFICATIONS DE pH APPORTÉES PAR SPHAGNUM SEC À L'EAU BIDISTILLÉE.

a) Nous plaçons respectivement 100-200-600 et 900 mgr. de *Sphagnum papillosum* séchés (105° C) et broyés dans 100 cc. d'eau bidistillée. Périodiquement, nous mesurons le pH de l'eau.

b) Après un certain temps de contact entre eau et Sphagnum, généralement 22 heures, nous transplantons le Sphagnum égoutté sur filtre, dans 100 cc. d'eau bidistillée fraîche ; nous mesurons le pH de l'eau après des temps de contact variables ; nous répétons plusieurs fois cette opération.

Le tableau III donne les résultats obtenus :

TABLEAU III. — *Modifications de pH apportées à l'eau bidistillée par Sphagnum sec au cours de trois transplantations successives.*

		Poids de Sphagnum utilisés			
P _H . après		100 mgr.	300 mgr.	600 mgr.	900 mgr.
départ	0 H.	6.7	6.7	6.7	6.7
	2 H.	5.7	5.1	4.9	4.7
	4 H.	5.5	5.1	4.9	4.6
	22 H.	5.5	5.1	5.0	4.6
chute de pH.		— 1.2	— 1.6	— 1.7	— 2.1
1 ^{re} transpl.	0 H.	6.5	6.5	6.5	6.5
	2 H.	6.1	6.0	6.0	5.9
	4 H.	6.2	6.1	6.0	5.9
	22 H.	6.3	6.1	6.1	5.9
chute de pH.		— 0.2	— 0.4	— 0.4	— 0.6
2 ^e transpl.	0 H.	6.5	6.5	6.5	6.5
	1 H.	6.5	6.5	6.5	6.5
	2 H.	6.5	6.5	6.5	6.5
	47 H.	6.1	6.1	6.1	6.1
chute de pH.		— 0.4	— 0.4	— 0.4	— 0.4
3 ^e transpl.	0 H.	6.1	6.1	6.1	6.1
	5 H.	6.1	6.1	6.1	6.1
	15 H.	6.3	6.1	6.1	5.9
	17 H.	6.1	6.1	6.1	6.1
	19 H.	6.1	6.1	6.1	6.1
chute de pH.		— 0	— 0	— 0	— 0

1) Lors du premier contact entre eau et Sphagnum, il y a acidification ; celle-ci est d'autant plus grande que la quantité de Sphagnum ajoutée au milieu est plus élevée.

2) Après 4 heures de contact l'acidification maximale est atteinte ; le pH ne varie plus entre la quatrième et la vingt-deuxième heure.

3) A la première transplantation, on constate que l'acidification du milieu est beaucoup plus faible.

4) Après 4 heures de contact, l'acidification maximale est atteinte.

5) A la seconde transplantation, l'acidification reste la même qu'à la première transplantation.

6) A la troisième transplantation, l'acidification de l'eau est nulle.

Au cours des transplantations successives, tout se passe comme si on épuisait un bagage substantiel acide. Étant donné la nécessité de trois passages, on pourrait en déduire que ce bagage acide est peu soluble dans l'eau.

Supposant que l'acidification était due au passage de substances acides dans le milieu, nous avons cherché à éliminer ces substances en traitant le Sphagnum avant son contact avec l'eau.

3. MODIFICATIONS DE pH APPORTÉES À L'EAU BIDISTILLÉE PAR DU SPHAGNUM SEC TRAITÉ AU MOYEN DE DIVERS SOLVANTS.

Nous nous sommes adressés à des lots de 40 brins de *Sphagnum recurvum*, taille 8 cm, comprenant le sommet, séchés à 105° C.

a) Un lot de 40 brins est extrait par l'éther de pétrole (d. : 0.640) ; la solution pétroléique est distillée sous pression réduite et l'on récolte un extrait sec : R 1.

b) Un second lot est extrait par l'éther de pétrole puis par l'éther sulfurique ; la solution éthérée évaporée à siccité livre un extrait sec : R 2.

c) Un troisième lot est extrait successivement par l'éther de pétrole, l'éther sulfurique et l'alcool éthylique 94° ; la solution alcoolique amenée à siccité fournit un extrait sec : R 3.

d) Un quatrième lot non traité représente le témoin.

Après extraction, chaque lot est placé au contact de 200 cc. d'eau bidistillée et la variation du pH de l'eau est contrôlée périodiquement ; on procède de la même manière pour le lot témoin et les différents extraits secs.

Les résultats font l'objet du tableau IV.

TABLEAU IV. — *pH développé dans l'eau par Sphagnum recurvum, après extraction et par les extraits secs.*

Durée de contact avec eau distillée	Témoin Spha- gnum non extrait	Sphagnum Extrait. par éther de pétrole	R. 1.	Sphagnum Extrait. par éther de pétrole et éther sulfurique	R. 2.	Sphagnum Extrait. par éther de pétrole, et éther sulfurique et alcool éthylique	R. 3.
0 H.	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3
1 H.	4.85	4.9	—	5.25	4.65	6.15	4.25
3 H.	4.85	—	5.7	5.20	—	6.00	—
5 H.	4.80	4.9	—	5.20	4.65	6.00	4.25
chute de pH	— 1.5	— 1.4	— 0.6	— 1.10	— 1.65	— 0.3	— 2.05

1) L'extraction des brins par l'éther de pétrole n'enlève pas de substances acides intéressant l'acidification observée dans l'eau bidistillée. L'extrait sec est peu acide.

2) L'extraction successive par l'éther de pétrole et l'éther sulfurique enlève aux brins une faible partie de leur pouvoir acidifiant ; en effet, l'extrait sec acidifie l'eau à laquelle il est ajouté.

3) L'extraction successive par l'éther de pétrole, l'éther sulfurique et l'alcool éthylique fait perdre aux brins presque totalement la possibilité d'acidifier l'eau bidistillée. L'extrait sec provenant de la solution alcoolique acidifie l'eau à laquelle il est ajouté.

Ce traitement des brins, avant contact avec l'eau, démontre que l'on peut soustraire au Sphagnum sec des substances acides capables de modifier le pH du milieu dans lequel on le plonge. Les extractions en cascades permettent en outre d'établir la part qui revient à chaque solvant dans l'élimination de substances acides ; on constate, par rapport au témoin, que l'éther de pétrole enlève des substances qui abaissent le pH de 0.1 d'unité, l'éther sulfurique de 0.3 et l'alcool éthylique de 0.8.

Ces observations nous permettent de critiquer la façon de voir de WILLIAMS et THOMPSON (8). Ces auteurs, dans un travail publié en 1938, déclarent que du Sphagnum mort, desséché dans un courant d'air et extrait au Soxhlet par l'alcool éthylique, n'acidifie plus l'eau distillée. Ils expliquent ce fait en admettant une adsorption d'ions H^+ et OH^- en quantités égales.

1) Nous constatons que du Sphagnum ayant subi des extractions successives conserve encore un faible pouvoir acidifiant ; ce pouvoir sera plus grand si l'extraction ne se fait qu'à l'alcool.

2) Nous sommes en mesure d'établir que l'acidification de l'eau par Sphagnum correspond au moins partiellement à une mise en solution de substances acides.

Que signifient ces résultats en présence des hypothèses de PAUL et de BAUMANN et GULLY ?

1) PAUL postule la sécrétion par Sphagnum, d'un acide non encore identifié et explique de cette manière l'acidification du milieu. Il reconnaît à la tourbe la possibilité d'acidifier le milieu et ramène implicitement son action à la libération d'un acide qui lui viendrait du Sphagnum. Sur la base de cette hypothèse, la stabilisation de la concentration en ions H^+ du milieu indiquerait une saturation par un composé salin à *faible solubilité*.

Nos expériences sur *Sphagnum recurvum* semblent donner confirmation à cette façon de voir.

2) BAUMANN et GULLY attribuent l'acidification du milieu à un phénomène d'adsorption ; le radical positif du sel adsorbé sur les particules tourbeuses, un ion H^+ libéré réagit avec l'anion du sel. Tous les essais que nous venons de réaliser *avec la tourbe* semblent nous ramener à l'hypothèse de l'adsorption.

La stabilisation du pH se fait dans toutes les solutions après une durée de contact voisine, 20 à 22 heures. Elle est indépendante de la nature du sel, mais nous avons constaté que le pH initial de la solution saline ou de l'eau bidistillée influençait nettement l'intensité d'acidification du milieu.

Nos expériences, comme celles de BAUMANN et GULLY, prouvent-elles d'une façon précise que le phénomène d'acidification répond uniquement à des actions de surface ? Nous ne le pensons

pas, mais nous acceptons l'idée que l'acidification peut résulter partiellement d'échanges ioniques.

A notre avis, l'étude des causes qui font que la tourbe acidifie le substrat au contact duquel elle se trouve comme la recherche des facteurs qui déterminent l'acidité naturelle de nos tourbières, doit se faire non pas à partir de la tourbe, mais à partir du *Sphagnum* et ce pour plusieurs raisons :

1. La tourbe est une substance de grande complexité physico-chimique sur laquelle l'expérimentation a beaucoup d'imprécisions.

2. *Sphagnum* est une mousse turfigène très active dans la constitution de nos tourbières. Si elle secrète, comme le prétend PAUL, un ou plusieurs acides qui expliqueraient l'acidification du milieu, il est avantageux d'étudier ces acides à partir de la mousse elle-même. En effet, une fois libérés, ces acides pénètrent dans la tourbe où ils peuvent subir des transformations, voir même une destruction.

3. Nos expériences montrent que *Sphagnum* libère dans le milieu des substances acides ; on peut extraire ces substances de la mousse elle-même.

Université de Liège,
Institut de Botanique,
Station Scientifique des Hautes-Fagnes.

BIBLIOGRAPHIE

1. SPRENGEL C., Cité dans *Annals of Botany*, Vol. XXIX n° CXIII, January 1915. Skene : The acidity of *Sphagnum* and its relation to chalk and mineral Salts.
2. PAUL H., *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, Vol. XXIV, 1906-1908.
3. BAUMANN et GULLY, *Mitteil. der kön. Bayr. Moorkulturanstalt*, Heft 4, 1910.
4. BAAS-BECKING et NIKOLAI. *Ecology of a Sphagnum bog*. Blumea, Vol. 1, 1934.
5. DELARGE, L., Variation du pH des eaux des tourbières de la Baraque-Michel sous l'influence de la pluie et de la sécheresse. A. F. A. S. 63^e Session, 1939.

6. VAN BENEDEN G., Rôle des Tourbières sur la composition des eaux des ruisseaux des Hautes-Fagnes. Université de Liège, Institut de Pharmacie A. Gilkinet, travaux publiés pendant la période 1939-1940.
7. VILLERET S., Recherches sur le rôle du CO_2 dans l'acidité des eaux des tourbières à Sphaignes. Extr. Compte rendu des Séances de l'Académie des Sciences Paris, t. 232, p. 1583-85, Séance du 23 avril 1951.
8. WILLIAMS et THOMPSON, 1936, Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie-Bd. 33.

BOTANIQUE

Extraction et purification de l'un des produits responsables de l'acidité des eaux des hautes tourbières et sécrété par *Sphagnum* (*).

par J. RAMAUT,
Docteur en Sciences, Université de Liège.
Institut de Botanique.

Résumé. — Dans une précédente communication (1) nous avons montré que *Sphagnum* acidifie le milieu dans lequel il est plongé et que cette acidification est due à ses activités métaboliques. Évidemment le mécanisme de l'acidification pourrait être dû à un simple phénomène d'adsorption au niveau des membranes comme l'ont proposé de nombreux auteurs ; mais nous avons conclu de nos expériences qu'il s'agit également de la diffusion dans le milieu extérieur d'un complexe acide synthétisé par *Sphagnum*.

Dans la seconde partie de notre travail, nous avons isolé, à partir de *Sphagnum recurvum* L., plusieurs facteurs substantiels dont l'un est particulièrement actif dans l'acidification des eaux des Hautes-Tourbières. Il est un acide bibasique, de formule $C_4H_6O_4$ ou un multiple, homologue (direct ou supérieur) de l'acide succinique.

A. Mise en évidence d'un complexe substantiel acide émis par *Sphagnum* dans de l'eau distillée.

Nous avons vu que *Sphagnum recurvum* L. tué acidifie rapidement de l'eau bidistillée : pH de 6.4 à 4., après 1 heure de macération. Si cette acidification est due à un complexe substantiel acide libéré par la mousse, nous devons pouvoir facilement l'extraire en traitant du *Sphagnum* tué par un ou des solvants ordinaires des acides organiques, faire ainsi passer le pouvoir acidifiant dans l'extrait et obtenir un *Sphagnum* débarrassé de son bagage acide diffusible.

(*) Présenté par R. BOUILLENNE.

I. Des brins de Sphagnum, tués et séchés, sont extraits d'abord par l'éther de pétrole, afin de les dégraisser. Ce traitement n'enlève aucun pouvoir acidifiant à la mousse, ainsi qu'il résulte de l'essai suivant : des brins secs non traités et des brins secs dégraissés à l'éther de pétrole sont mis dans de l'eau distillée, dans les conditions précédemment décrites (1). Après 5 heures, le pH de l'eau distillée, qui est normalement 6.4, est devenu 4.9 dans le témoin non extrait, 4.8 dans le lot traité à l'éther de pétrole. Il n'y a donc pas eu perte du pouvoir acidifiant. Une autre preuve en est fournie par l'essai de l'extrait éthéré lui-même, qui est ioniquement indifférent vis-à-vis de l'eau distillée.

II. Les brins dégraissés à l'éther de pétrole sont ensuite extraits par l'éther sulfurique tandis que d'autres sont extraits par l'éther sulfurique puis par l'alcool éthylique.

On a réuni dans le tableau I, les déterminations de pH obtenues dans 200 cc. d'eau distillée, soit avec les divers lots de brins traités, soit avec les extraits secs issus de la solution éthérée dans le cas d'un traitement par l'éther de pétrole puis l'éther sulfurique, ou issus de la solution alcoolique dans le cas d'une extraction finale par l'alcool.

TABLEAU I.

Action des solvants organiques sur le pouvoir acidifiant de S. recurvum tué (évaluée en pH).

Durée de contact avec H ₂ O distillée	Témoin Sphagnum non traité	Témoin Sphagnum traité à l'éther de pétrole (S. dégraisé)	Sphagnum dégraisé traité à l'éther sulfurique	Extrait éthéré sec	Sphagnum dégraisé, traité à l'éther sulfurique puis alcool éthylique	Extrait alcool sec.
0 h.	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3	6.3
1 h.	4.85	4.9	5.25	4.65	6.15	4.25
3 h.	4.85	4.8	5.20	—	6.00	—
5 h.	4.85	4.8	5.20	—	6.00	—

L'examen de ce tableau montre que :

L'éther sulfurique enlève une partie substantielle du bagage acidifiant de Sphagnum.

Le Sphagnum traité à l'éther sulfurique acidifie encore l'eau distillée, mais moins que le Sphagnum non traité (6.3-5.20).

D'autre part, l'extrait éthéré de 40 brins de Sphagnum évaporé à sec acidifie l'eau distillée (6.3 à 4.6).

Les traitements successifs des brins par l'éther sulfurique puis l'alcool enlèvent à Sphagnum tout son pouvoir acidifiant. Après traitement par ces deux solvants, le Sphagnum dans l'eau distillée est ioniquement inerte — 6.3 — 6 ; par contre, l'extrait sec de l'alcool remis dans l'eau distillée, amène celle-ci au pH de 4.25.

Nous avons donc bien enlevé au Sphagnum un complexe substantiel responsable de l'acidification de l'eau distillée.

B. Extraction du bagage substantiel acide.

Nos essais antérieurs ont porté sur 3.5 gr de Sphagnum sec, soit 40 brins frais, de taille 8 cm et ont montré que l'on pouvait soustraire à la matière sèche des substances acides par extractions successives.

On peut envisager deux manières d'extraire le complexe acidifiant :

I) Extraction du complexe acide à partir de poudre de Sphagnum tué et séché ;

II) Extraction du complexe à partir du jus de macération de Sphagnum vivant.

I. EXTRACTION DU COMPLEXE ACIDE DE SPHAGNUM TUÉ, SÉCHÉ ET BROYÉ.

Pour cette extraction, nous avons utilisé 2,8 Kg de poudre de *Sphagnum recurvum* obtenue par broyage de Sphagnum desséché à 105° C ; ce poids de matière sèche correspond environ à 35-40 Kg de Sphagnum frais.

La technique générale est, selon les indications récoltées

précédemment : extraction du matériel séché par éther de pétrole éliminant les groupements lipidiques non actifs, ensuite extraction à l'éther sulfurique puis à l'alcool éthylique à 94°. Chacun de ces dissolvants fournit un extrait brut, après évaporation : extrait éthéré : R_2 ; extrait alcoolique : R_3 , qui contiennent chacun une partie des groupes acides que nous chercherons à caractériser.

Nous analysons ici l'extrait alcoolique R_3 .

Étude de l'extrait R_3 .

a) Détermination de la concentration en ions H^+ .

50 mg d'extrait sec sont dissous dans 200 cc. d'eau distillée froide et abandonnés durant 1/4 d'heure ; on filtre et recueille le filtrat.

Le mesure du pH s'effectue par potentiométrie. 6 extraits R_3 partant de 6 lots de Sphagnum et obtenus par la technique précitée, nous ont donné des pH de 3,35 — 3,5 — 3,40 — 3,70 — 3,60 — 3,70.

Donc, variation de 3,35 à 3,7 : moyenne 3,5.

Cette variation est vraisemblablement due au matériel de départ ; il est impossible de réunir des volumes considérables de Sphagnum échantillonnés de façon homogène, présentant par exemple les mêmes quantités de matériel vivant et de matériel mort.

Cependant, on peut dire que tout se passe comme si tous les extraits R_3 livraient à l'eau distillée un complexe acide dont le maximum de solubilité permet d'amener cette dernière à un pH voisin de 3,5 à la température ordinaire du laboratoire.

Rappelons ici que le même Sphagnum vivant dans les mares d'eau météorique, sur les tourbières du Haut-Plateau, amène celles-ci d'une manière absolument régulière au pH de 3.8 — 3.9 (température 10-15°).

b) Mesure de l'acidité titrable :

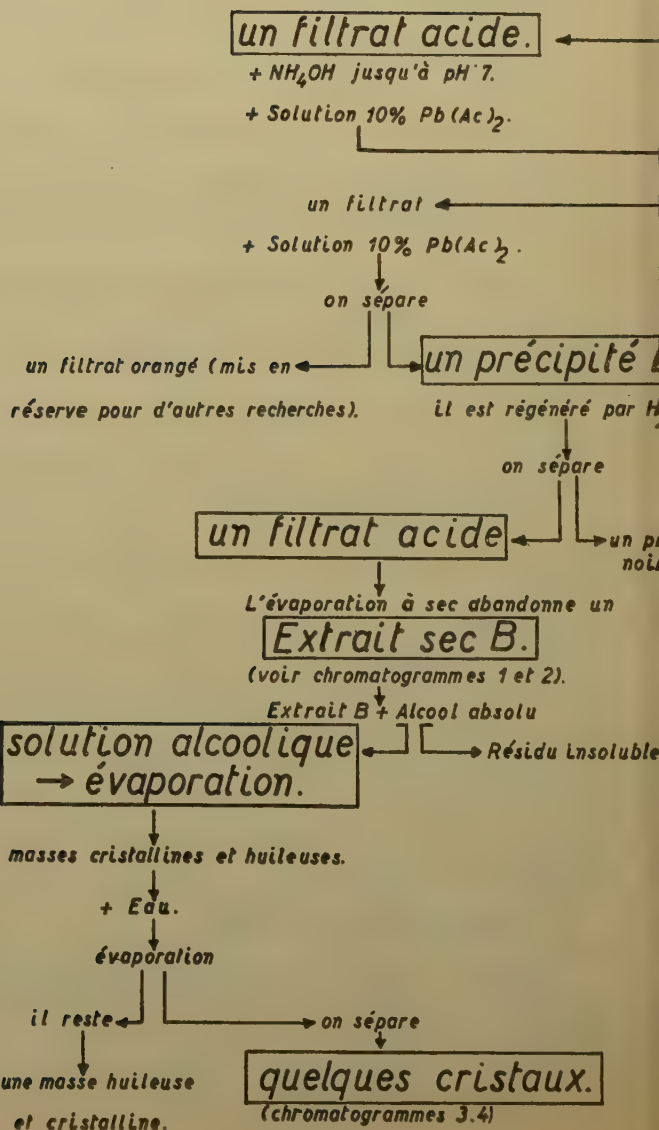
L'acidité titrable des différents extraits R_3 (50 mg dans 200 cc. d'eau), donne des chiffres variant entre 5.2 et 5.4 cc. de NaOH N/100.

Sphagnum vivant.

On obtient 16 à 20 l.

Le jus filtré est concentré

Concentrat + 6 cm³ HCL con



Presse hydraulique.

que l'on filtre.

usqu'à 300 cc. (concentrat) = 6gr.109 matière sèche.

acière pendant 24 heures.

→ un précipité de BaSO_4 .

→ **un précipité saumoné.**

contenant les substances acides.

le précipité est lavé au $\text{Pb}(\text{Ac})_2$ puis à l'eau distillée.

le précipité est remis en suspension dans l'eau distillée, porté

45°C. et soumis à un courant de H_2S .

apparition d'un précipité noir de PbS . et régénération des

substances acides recherchées.

on filtre.

précipité noir

de PbS .

un filtrat acide.

L'évaporation à sec abandonne un

Extrait sec A.

(voir chromatogrammes 1 et 2.)

Extrait A + Alcool absolu.

solution alcoolique
→ évaporation.

→ Résidu
insoluble.

masses cristallines et huileuses.

+ Eau.

évaporation.

on sépare

cristaux.

il reste

une masse huileuse, cristalline.

c) *Essai de détermination du poids moléculaire de l'acide contenu dans R₃.*

L'extrait sec R₃ est dissout dans 200 cc. d'eau distillée ; on concentre sous azote jusqu'à 10 cc. et utilise ce concentrat, très acide au tournesol, dans les essais suivants :

On abandonne 24 h en glacière puis on filtre ; au filtrat, on ajoute de l'eau de baryte (solut. saturée) jusqu'à légère alcalinité. On abandonne en glacière et obtient un précipité orangé que l'on recueille.

Traitement du précipité. Il est redissout dans HCl N/10 puis, reprécipité par Ba(OH)₂, lavé à l'eau distillée et séché dans le vide phosphorique. On prélève 0.0126 gr de précipité. On les dissout dans HCl N/10 et traite à chaud par H₂SO₄. On recueille le précipité de BaSO₄ puis le dessèche et le calcine. Nous pesons et trouvons 0,0069 gr de précipité. La méthode des équivalents permet d'envisager un P.M. voisin de 135,46 gr.

Les résultats obtenus à la calcination du BaSO₄ ainsi récolté nous ont donné à diverses reprises des chiffres dont l'équivalence moyenne : 135,46 gr nous permet d'envisager pour l'acide hydrosoluble, contenu dans R₃, un poids moléculaire voisin de 135 (à condition bien entendu que le Baryum précipité sous forme de sulfate provienne uniquement de la saturation des carboxyles de l'acide envisagé) ⁽¹⁾.

⁽¹⁾ Partant du poids moléculaire du BaSO₄, 233 gr, nous calculons la quantité de Ba présente dans les 0,0069 gr de précipité

$$\begin{array}{l} 233 \text{ gr de BaSO}_4 \text{ renferment} \\ 1 \text{ gr} \\ 0,0069 \text{ gr} \end{array} \quad \frac{137 \text{ gr de Ba} \times 0,0069}{233} = 4,05 \text{ mg Ba.}$$

Nous savons que les 4,05 mg de Ba se trouvent dans une prise d'essai de 0,012 gr de matière. Nous pouvons connaître la quantité de sel Ba à fournir pour qu'elle renferme 1 molécule de Ba

$$\begin{array}{l} 4,05 \text{ mg de Ba} \\ 1 \\ 137 \text{ gr} \end{array} \quad \frac{0,012 \text{ de matière} \times 137}{4,05} = 405,925 \text{ gr}$$

En soustrayant du poids de sel le poids du Ba

$$405,925 - 137 = 268,925 \text{ gr}$$

nous obtenons le poids du radical acide (anion)

Ce poids + 2H (Ba bivalent) donne 270.925 gr. S'il s'agit d'un acide monovalent ce poids divisé par 2

$$\frac{270,925}{2} = 135,46 \text{ gr ou P.M. équivalent de l'acide inconnu.}$$

Les indications fournies par cet ensemble de réactions peuvent se résumer comme suit :

1) Le Sphagnum tué et séché peut être dégraissé à l'éther de pétrole sans perdre son pouvoir acidifiant dans l'eau distillée.

2) L'extraction par l'éther sulfurique, puis par l'alcool éthylique de Sphagnum séché, dégraissé donne deux extraits qui, séchés, ont tous deux le pouvoir d'acidifier l'eau distillée.

3) Ces extraits contiennent un corps acide précipitable par le Ba(OH)_2 et dont la méthode d'équivalence donne comme PM 135.

II. EXTRACTION DU COMPLEXE ACIDE DU JUS DE MACÉRATION DE SPHAGNUM VIVANT.

On fait macérer de grandes quantités de Sphagnum vivants dans de l'eau distillée et ensuite on exprime les Sphagnum à la presse (30 Kg/cm²). La solution aqueuse obtenue, de pH 3.5, est concentrée sous vide et sous azote jusqu'à obtention d'un extrait sec. La dessiccation de l'extrait est terminée sous vide, en présence de Ca Cl_2 anhydre.

Celui-ci est brun noirâtre, hygroscopique, acide et soluble dans l'eau, à laquelle il restitue le pH habituel de 3.5. Traité respectivement par l'éther sulfurique et l'alcool éthylique, il perd presque totalement son pouvoir acidifiant que l'on retrouve alors dans les extraits provenant de l'évaporation de l'éther et de l'alcool, extraits qui se comportent ioniquement comme ceux obtenus du traitement de la poudre sèche.

Nous pouvons donc substituer à l'extraction de poudre sèche de Sphagnum, un jus de macération dans l'eau distillée de Sphagnum vivant, et traiter celui-ci de manière à en obtenir le ou les acides envisagés.

La purification progressive d'un extrait organique présente généralement de grandes difficultés. La tâche que nous avons entreprise est particulièrement ardue et a découragé de nombreux chercheurs avant nous qui se sont souvent contentés d'interpréter les phénomènes d'acidification par le rôle que pourrait jouer le Sphagnum comme échangeur d'ions. Nous avons montré que cette solution de facilité ne résout pas le problème.

Nous avons eu recours à deux méthodes très différentes pour isoler des jus de macération de *Sphagnum* vivant, les substances qui nous intéressent.

1. Isolement par précipitation plombique.

Le tableau II donne le schéma d'une opération complète d'extraction et d'essai de purification de l'extrait acide.

Les substances acides obtenues soit par traitement de poudre de *Sphagnum* sec soit par traitement de jus de macération de *Sphagnum* vivant, se présentent après de nombreuses purifications et essais de cristallisation comme une masse brune, huileuse dans laquelle sont enrobés des cristaux qu'on ne peut recueillir qu'en très petites quantités et qui présentent les caractéristiques suivantes :

- Solubles dans l'eau et acides.
- Résidu de calcination : 0.
- Peu solubles dans l'alcool.
- Peu solubles dans l'éther sulfurique.
- Saveur astringente.
- Odeur irritante.
- Précipitable par Pb.
- Volatilisable sous vide.

Examinées en chromatographie de partage sur papier, les substances isolées révèlent la présence particulièrement importante d'un acide Rf 0.4-0.5, qui ne s'identifie pas aux acides de références utilisés par nous.

Les résultats des premiers essais se trouvent sur les chromatogrammes : 1, 2, 3, 4.

On observe régulièrement deux taches de Rf très différents

une tache de Rf variant de 0.53 à 0.54

une tache de Rf variant de 0.09 à 0.14

La tache de Rf variant de 0.09 à 0.14 a été tout de suite identifiée au NH_4Cl , qui se produit au cours des manipulations (voir schéma de purification, tableau II).

CHROMATOGRAMME 1.
Méthode ascendante - Phase F. G. M

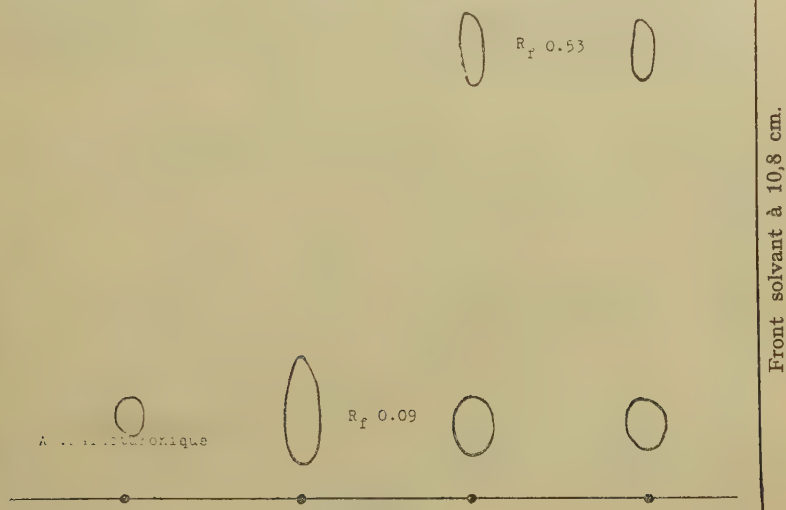


FIG. 1.

CHROMATOGRAMME 2.
Méthode ascendante - Phase F. G. M₁

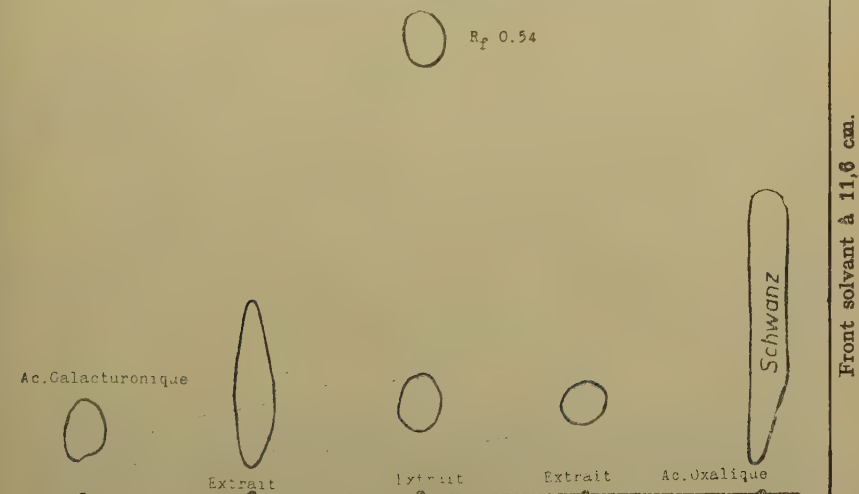


FIG. 2.

CHROMATOGRAMME 3.
Méthode ascendante - Phase F. G. M₁

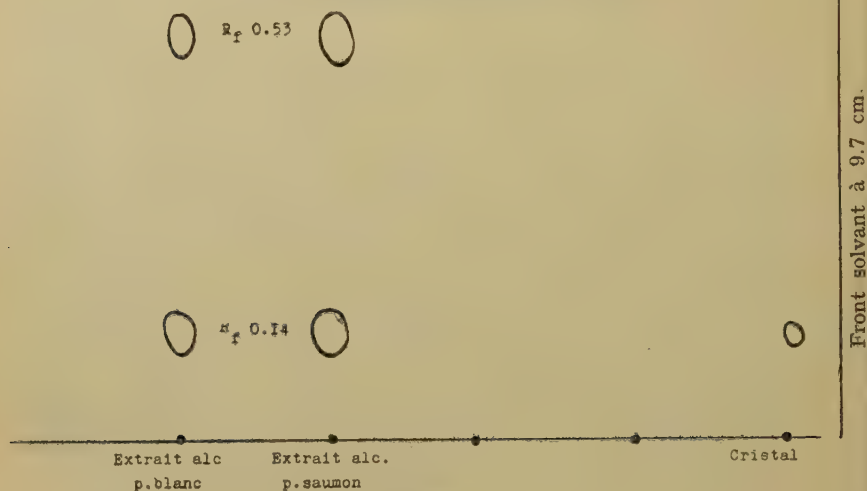


FIG. 3.

CHROMATOGRAMME 4.
Méthode ascendante - Phase F. G. M₁

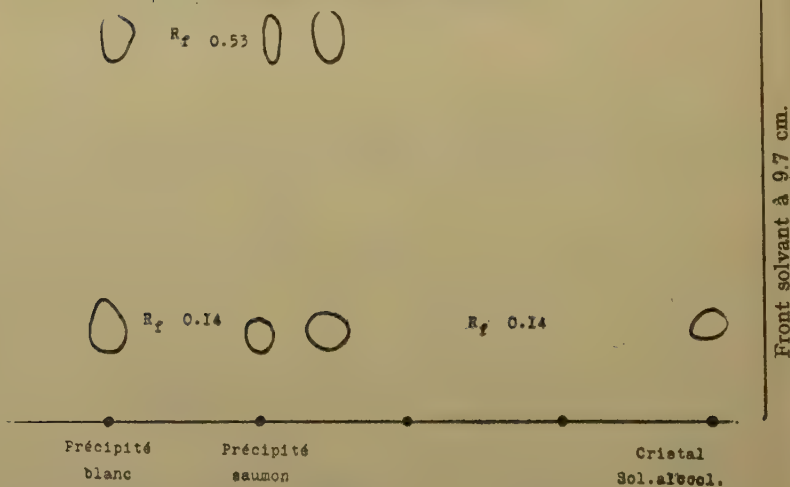


FIG. 4.

Les premiers essais chromatographiques nous indiquent que l'extrait sec renferme une substance acide révélable par le mélange utilisé (F. G. M. 1) ⁽¹⁾. Rappelons en effet que tous les acides ne sont pas mis en évidence par la même phase. Cette substance

CHROMATOGRAMME 5.
Méthode ascendante - Phase F. G. M₁

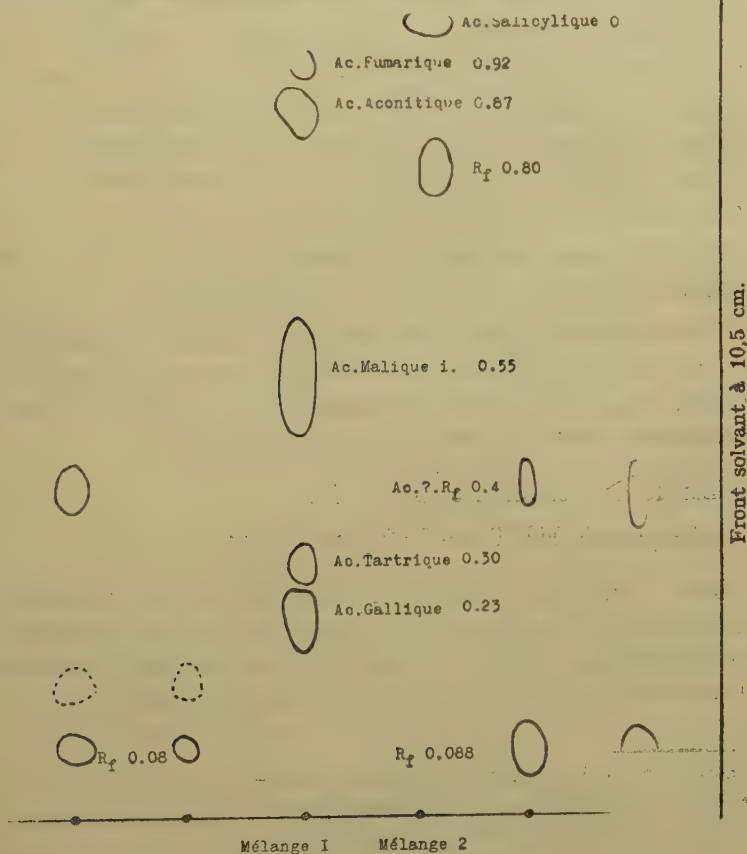


FIG. 5.

⁽¹⁾ Nos essais chromatographiques ont été conduits sur la base de deux travaux importants réalisés dans l'étude des Acides organiques : (LUGG et OVERELL en 1948 (3)) et de JERMSTAD et JENSEN en 1950 (2)) et nous avons accordés une attention spéciale aux acides organiques dits Acides végétaux (4).

Nous avons appliqué la méthode ascendante et descendante, utilisé comme

dans le mélange utilisé présente un $R_f =$ à 0.53-0.54, quand le chromatogramme est ascendant (2).

Les chromatogrammes n° 5 et 6 ont été réalisés dans les mêmes conditions que les précédents, avec les acides de référence que nous possédions, préparés en mélange.

En même temps, étaient chromatographiés des extraits de Sphagnum préparés comme il a été indiqué au Tableau II.

Le chromatogramme 5, après 15,30 h de développement, nous donne les résultats suivants :

1) Il y a dans nos extraits secs deux substances à R_f bien définis : l'une de R_f 0.088-0.09, qui, nous le savons déjà, s'identifie au NH_4Cl , l'autre de R_f 0.40 qui est la substance acide rencontrée dans les essais précédents.

2) Cette substance acide ne s'identifie à aucun de nos acides de référence (acides dits végétaux M. Thomas (4)).

Le chromatogramme 6 est obtenu en utilisant d'autres acides de référence : acide tartrique, malique, malonique, glycollique, citrique et gallique ; nous chromatographions à leur côté l'extrait sec comme dans le précédent chromatogramme.

Les R_f se situent à 0.09 et 0.42.

0,09 pour le NH_4Cl — 0.42 pour l'acide.

Nous avons chromatographié nos extraits en présence des mêmes acides de référence en utilisant la phase solvante F. G. M_2 constituée par : acétate d'éthyle 100, eau 50, acide formique 20
Les chromatogrammes ne nous ont rien apporté de neuf : le

phase solvante le mélange : n Butanol — eau — acide formique (100-50-10) et comme révélateur, le bleu de Bromophénol.

Nous avons procédé comme suit :

Nous avons chromatographié sur la même feuille de papier Whatman n° 1 les extraits et les solutions alcooliques d'acides organiques habituellement rencontrés dans les végétaux. Les solutions acides étaient à la concentration de 50 γ par 1/100 cc. Par mesure de précaution, nous avons également chromatographié une solution de chlorure ammonique, car au cours des manipulations préparatoires à l'obtention des extraits, nous savons que nous en avons formé et il se pourrait que ce sel intervienne dans la chromatographie et nous induise en erreur.

Le développement des chromatogrammes demande de 18 à 24 heures.

NH₄Cl y figure avec un R_f de 0.11, l'acide qui nous intéresse avec un R_f de 0.38.

L'étude des divers extraits montre que les substances huileuses associées au corps qui nous intéresse sont très difficiles à séparer et que nous devons être attentif à la présence du NH₄Cl formé au cours du travail.

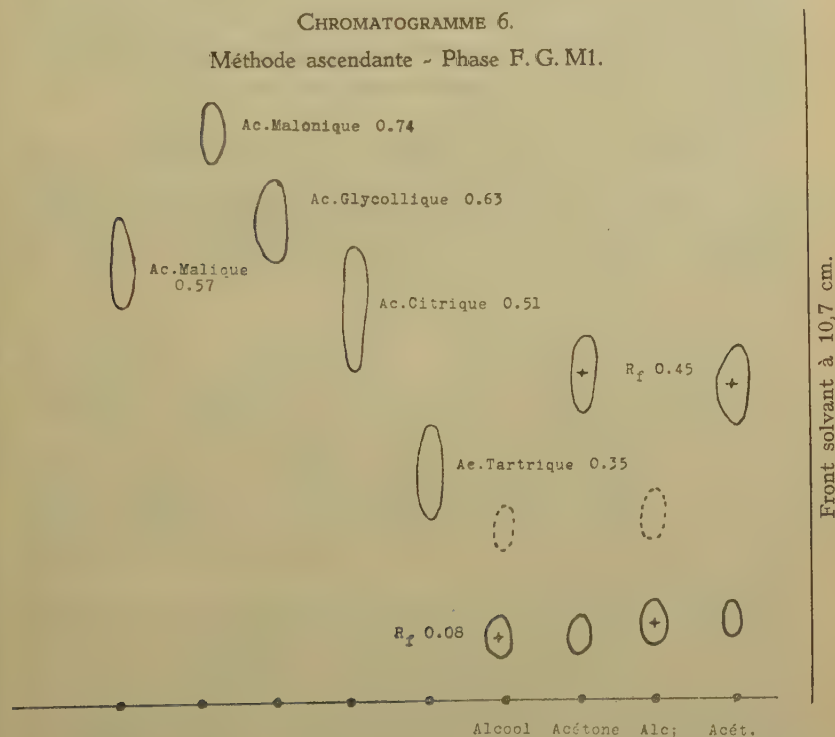


FIG. 6.

Nous avons modifié la technique d'extraction en éliminant l'introduction de tout réactif dans le jus de macération du Sphagnum et avons chromatographié directement un extrait brut sur colonne de charbon activé.

2. Étude chromatographique d'un jus de macération
de *Sphagnum recurvum* vivant sur colonne de charbon activé.
Traitement sur Charbon Nc/8/16.

On prépare selon la technique exposée un extrait aqueux de *Sphagnum* vivant par expression de ces derniers, environ 30 Kg (frais) à la presse hydraulique à la température ordinaire. On obtient environ 20 l. d'une solution brunâtre de pH 3.0. Cette solution est concentrée sous azote à température de 35° C, jusqu'à réduction à un volume de 500 cc. : *Concentrat A*.

Le *Sphagnum* épuisé une première fois est ensuite macéré dans de l'eau distillée à 85°-90° C, puis exprimé dans les mêmes conditions à la presse hydraulique. On récolte un extrait aqueux brunâtre de pH 4.0. On le concentre sous azote à un volume de 500 cc. et l'on obtient le *Concentrat B*.

En vue de l'étude chromatographique, on réunit les concentrats A et B. Les 1.000 cc de solution acide, de pH 3.5, sont filtrés sur ouate pour les débarrasser des détritits végétaux et des impuretés grossières résultant du traitement initial.

Ils sont ensuite passés sur une colonne de charbon activé Nc/8/16 de hauteur 60 cm, diamètre 1 cm. Le charbon est granuleux et avant de recevoir la solution, il est lavé à l'éther sulfurique et à l'alcool éthylique.

La solution de pH 3,5 est, après un premier passage au pH 5.3.

La solution de pH 5.3 est, après un second passage au pH 5.5.

Étant donné la rapidité du passage sur du charbon granuleux, nous avons réduit ce dernier en poudre et utilisé des colonnes de 20 cm de hauteur et de 15 mm de diamètre. Après passage, la solution de pH 5.5 est au pH 9.5-10.

Les colonnes sont séchées sous vide et éluées successivement par :

I. Éther sulfurique anhydre et désoxydé.

II. L'éthanol 96°-98°.

III. Potasse en solution 2N.

I. — ÉLUTION PAR L'ÉTHER SULFURIQUE.

Le charbon sec est introduit dans une cartouche de Soxhlet et extrait par l'éther sulfurique pendant 2 heures. On obtient une solution éthérée que l'on soumet à évaporation. Pendant cette évaporation, on recueille déjà des cristaux qui se déposent le long des parois ; ils sont blancs, acides et peu solubles dans l'eau. L'évaporation achevée, le fond du cristalliseur est occupé par des cristaux et une substance huileuse verdâtre, acide.

Chromatographie de l'éluat éther sulfurique Méthode descendante

Bande N°0
Phase
F.G.M. I

Phase
Butanol-eau-Benzène

Bande N°I
Phase
F.G.M. I

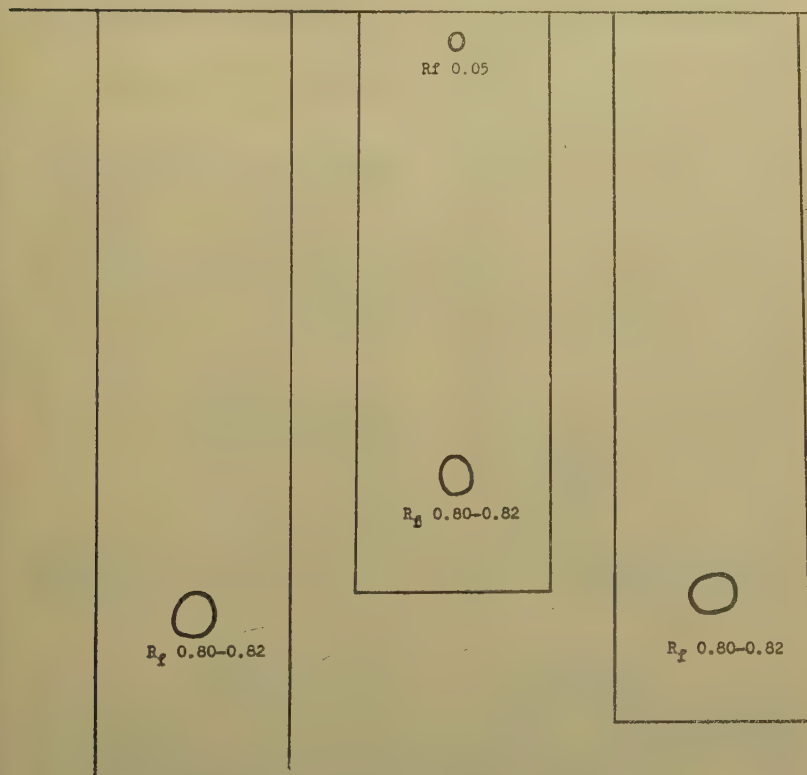


FIG. 7.

Cristaux et substance huileuse sont étudiés par chromatographie sur papier et dans cet examen nous avons eu recours à diverses phases solvantes.

D'une manière générale, nous avons utilisé des bandes de papier filtre Whatman n° 1 de 45 cm sur 5 cm et la méthode descendante.

Les phases solvantes ont été :

1) le mélange F. G. M₁ — *n* Butanol — eau — acide formique 100-50-10 (2) — révélateur, bleu de bromophénol.

2) Nous avons en outre employé une phase nouvelle : Eau-Butanol-Benzène 1-1-1 (5) et celle-ci dans trois conditions précises :

a) sur bande de papier filtre non tamponné — le révélateur a été le bleu de bromophénol.

b) sur bande de papier filtre non tamponné — le révélateur a été la benzidine-bisdiazotée (5).

c) sur bande de papier filtre tamponné par Na₃PO₄ 12.H₂O. O. I. M. (pH 11) révélateur a été la benzidine bisdiazotée.

Les conditions *b* et *c* permettraient de déceler la présence d'acides phénoliques ; elles ont été utilisées avec beaucoup de succès dans l'étude des acides lichéniques.

Par ces diverses méthodes, nous obtenons les résultats suivants :

Phase solvante 1.	Bande 1 et 5	1 tache	Rf 0.80 / 0.82
»	2a. Bande 2	2 taches	Rf 0.05 et 0.80.
»	2b. Bande	négatif	
»	2c. Bande	négatif	

Un examen des bandes en lumière de Wood n'a révélé aucune tache fluorescente.

II. — ÉLUTION PAR L'ALCOOL ÉTHYLIQUE.

Après élution par l'éther sulfurique, la poudre de charbon est extraite au Soxhlet par l'alcool éthylique pendant 3 heures. On obtient une solution orangée, acide, qui après évaporation abandonne une substance amorphe, brunâtre et soluble dans l'eau.

Cette substance est étudiée par chromatographie sur papier dans les mêmes conditions que celles utilisées par l'élution sulfurique.

Chromatographie de l'éluat alcoolique
Méthode descendante

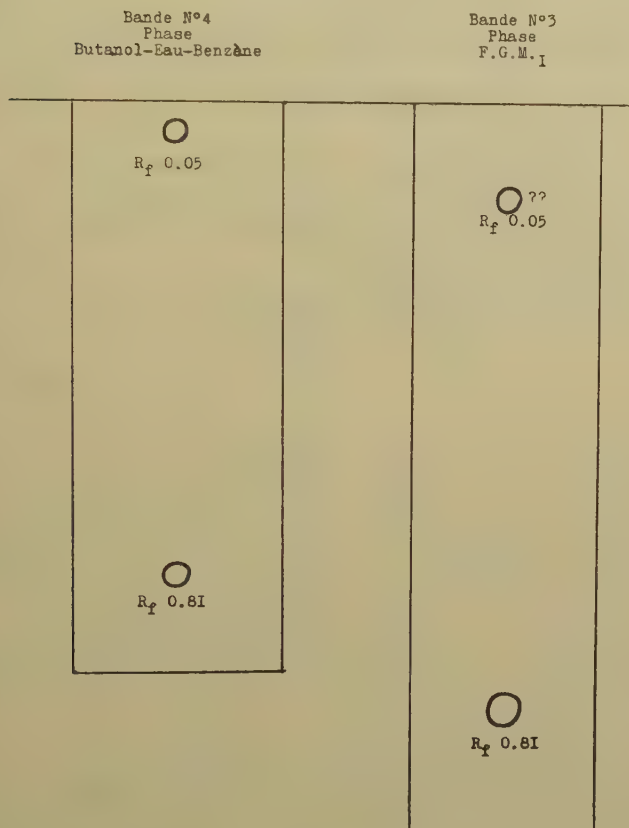


FIG. 8.

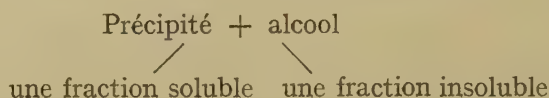
Un examen des bandes en lumière de Wood se révèle négatif.

- En phase solvante 1. Bande n° 3 1 tache de R_f 0.80
 2a. Bande n° 4 2 taches de R_f 0.05 et 0.81.
 2b. Bande négatif
 2c. Bande négatif.

III. — ÉLUTION PAR KOH. 2 N.

La poudre, après lixiviation à l'éther sulfurique et l'alcool éthylique, est extraite par la solution de KOH 2 N. On obtient une solution fortement colorée, brunâtre. On neutralise la solution alcaline par HNO_3 et à la neutralité, un précipité apparaît. On le récolte, le sèche sous vide.

Le précipité sec est repris par l'alcool où il se solubilise partiellement.



La chromatographie sur papier donne, dans les mêmes conditions techniques que précédemment :

Phase solvante	1	résultat	negatif.
»	»	2a	» négatif
»	»	2b	» négatif
»	»	2c	» négatif

Au terme de ces essais, nous constatons que :

1. La technique d'adsorption sur charbon activé, nous livre la totalité des substances à caractère acide et celles-ci ne sont pas entachées de produits formés au cours des manipulations. On rencontre dans le jus brut de *Sphagnum* au moins deux substances acides caractérisées par des R_f très différents et qui ne sont pas mises en évidence par les mêmes phases solvantes.

2. Qu'une substance à R_f très petit 0.05 ne se révèle qu'en employant la phase eau-benzène-butanol, alors que la substance à R_f 0.8 apparaît aussi bien dans cette dernière phase que dans le mélange F. G. M¹ (n Butanol-eau-acide formique).

3. Que l'absence de taches, quand on emploie un papier imprégné de Na_3PO_4 et la benzidine bisdiazotée comme révélateur, semble indiquer que nous n'avons pas affaire à des acides phénoliques (5).

4. Que l'élution par l'éther sulfurique fournit environ 25 mgr de cristaux acides.

5. Que l'élution par l'alcool livre des substances acides très colorées en brun et amorphes.

6. Que l'élution alcaline donne une solution très colorée, brun-foncé qui neutralisée par HNO_3 abandonne un précipité que l'on recueille.

Étant donné la pureté de certains produits obtenus au cours des éluions successives, il nous est maintenant possible d'entreprendre l'étude analytique et dans la mesure du possible d'aborder l'étude de leur structure.

3. — ANALYSE DES PRODUITS RÉCOLTÉS AUX DIVERSES ÉLUTIONS.

1. *Étude de l'extrait cristallin issu de l'élution à l'éther.*

Cristaux :

saveur acide,
couleur légèrement jaunâtre,
cristallisation en barrettes,
résidu de calcination pour une prise d'essai de 3 mgr : 70 γ ,
assez solubles dans l'eau,
assez solubles dans l'alcool éthylique,
point de fusion : 185-186° C.,
point d'équivalence 62.10-62.40,

1.674 mgr.	2.47 cc. NaOH 0.0109 N
2.493 mgr.	3.65 cc. NaOH 0.0109 N ;

Plusieurs déterminations de C. H. O. ont donné les résultats suivants :

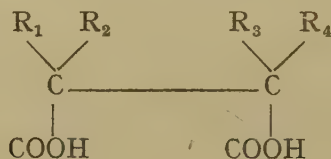
Détermination (a)	C.	42.58 %
	H.	5.78 %
	N.	0 %
	O.	51.64 %
	Résidu	30 γ

Détermination (b)	C.	41.70 %
	H.	5.72 %
	O.	52.58 %
	Résidu	nul.
Détermination (c)	C.	42.58 %
	H.	5.75 %
	O.	51.67 %
	Résidu	nul

La substance en (a), (b), (c) est donc la même et la formule possible devient $C_4H_6O_4$ ou un multiple de celle-ci $(C_4H_6O_4)_n$.

Nous avons pensé que des mesures d'absorption dans l'ultra-violet donneraient d'utiles indications sur la constitution de cette substance. Malheureusement, si l'on examine les spectres ultraviolets d'acides simples monocarboxyliques ou dicarboxyliques, on constate qu'ils sont presque identiques et il n'y a donc aucune possibilité d'élucider par ce moyen la constitution de notre acide.

FEIGL décrit une réaction caractéristique de diacides du type :



(où R_1, R_2, R_3, R_4 = alkyl ou H.

Elle consiste à condenser ces substances avec la résorcine en présence d'acide sulfurique ; il se forme des corps de la famille de la fluorescéine, qui montrent, en solution alcaline, une fluorescence verte.

Nous avons fait cette réaction avec notre substance, mais elle n'a donné qu'un résultat douteux, vraisemblablement à cause de la trop faible quantité de substance dont nous disposions.

2. Étude de l'extrait issu de l'élution alcoolique.

Extrait brut :

saveur acide,
couleur brunâtre,

masse amorphe plus ou moins sirupeuse,
soluble dans l'eau,
soluble dans l'alcool.

Nous n'avons jamais réussi à obtenir des cristaux et dans ces conditions il ne nous a pas été possible de pousser plus avant l'analyse.

Cependant, l'extraction de cette masse amorphe par l'éther sulfurique sec nous permet l'obtention d'une nouvelle fraction de cristaux identiques à ceux livrés par l'élution à l'éther sulfurique. Leur analyse élémentaire indique également une constitution $(C_4H_6O_4)_n$.

3. Étude de l'extrait issu de l'élution potassique.

La solution alcaline neutralisée par l'acide nitrique donne au pH voisin de 7, un précipité abondant. Celui-ci recueilli et desséché est alors traité par l'alcool éthylique qui en sépare une fraction soluble.

Nous avons chromatographié sans résultat et nous avons également analysé :

a) Fraction soluble dans l'alcool :	N2	5.10 %
	H	1 %
	C	4.99 %
résidu minéral		72.68 %
b) Fraction insoluble dans l'alcool :	N2	3.50-3.53 %
	H	2.34-2.38 %
	C	7.87-7.67 %
résidu minéral		64.32 %

Les résultats de ces analyses ne permettent pas d'interprétation ; nous sommes en présence de substances complexes et azotées ⁽¹⁾ très fortement minéralisées et qui s'apparentent vraisemblablement au groupe encore mal connu des matières humiques. Ces substances que nous appelons provisoirement « humiques » ne sont pas étudiées dans ce travail. Bornons-nous ici à dire

⁽¹⁾ Il est possible d'ailleurs qu'une partie de cet azote vienne de l' HNO_3 qui a servi à neutraliser l'éluat alcalin.

qu'elles interviennent peu dans la réaction fortement acide des mares à *Sphagnum*.

Le précipité obtenu par neutralisation de l'éluat potassique ne communique qu'une activité très faible à l'eau distillée

Signalons que le Centre belge d'étude des Eaux a entrepris l'étude des constituants organiques des eaux de tourbières alimentant les Barrages et que son Directeur, le Professeur E. LECLERC en a confié la réalisation à son assistant M. HISSEL. A la suite d'échanges de vue que nous avons eus avec M. HISSEL, il ressort que l'on a isolé des eaux des tourbières des substances analogues à celles que nous obtenons par éluations alcalines de *Sphaignes*. M. HISSEL s'attaque actuellement à l'étude des substances qualifiées jusqu'à nouvel ordre de « matières ou acides humiques ».

DISCUSSION.

Ainsi que nous l'avons précisé dans l'aperçu historique, l'origine de l'acidité des eaux de tourbières acides a fait l'objet de diverses hypothèses que l'on peut, d'une manière générale, classer en deux groupes (1) :

1) le groupe qui rassemble les théories faisant intervenir les phénomènes physico-chimiques d'adsorption ;

2) le groupe qui postule la sécrétion par *Sphagnum* d'un acide organique inconnu, libéré dans le milieu liquide pendant la vie ou après la mort de l'organisme.

Dans le premier cas, on doit considérer l'acidité des eaux de tourbières comme résultant d'un phénomène purement physico-chimique (adsorption à la surface des membranes).

Dans le deuxième cas, il faut faire intervenir des phénomènes biologiques ; l'acidité résulte des activités métaboliques du ou des organismes formateurs de tourbe.

Tout récemment, une nouvelle proposition fut défendue au VIII^e Congrès International de Botanique de Paris, par F. GESSNER (6). Celui-ci en collaboration avec IRMGARD ANSCHUTZ pense que le *Sphagnum* agit comme échangeur d'ions.

Avant toute discussion de nos résultats et après comparaison

avec les faits rassemblés dans la littérature, il convient de remarquer que pour certains cas bien concrets, et assez rares, l'origine de l'acidité résulte principalement de caractéristiques nettement déterminées dans certaines tourbières de vallée par exemple. Ainsi, G. VAN BENEDEN (7) explique clairement les processus qui président à l'acidité naturelle de certaines tourbes de la région de Spa. Il a montré que là il s'agit en partie d'une adsorption réelle de sulfates, dont l'origine est liée à la présence de soufre et à des phénomènes d'oxydation de ce dernier. L'acidité de ces tourbes est d'ailleurs remarquablement forte ; elles ont un pH très acide, parfois plus petit que 1, dû à des ions SO_4 abondants. Mais G. VAN BENEDEN insiste sur le fait que cette interprétation de l'origine de l'acidité est rigoureusement locale, qu'elle s'applique au cas précis de certaines tourbières de vallée qu'il a étudiées, et que dans le cas de tourbières bombées à *Sphagnum*, l'intervention parallèle d'autres facteurs doit être envisagée.

Il est d'autre part surprenant de constater que l'origine de l'acidité des eaux de tourbières a surtout été recherchée à partir *de la tourbe* et souvent en dehors de la tourbière elle-même, comme si entre la tourbe et sa couverture végétale vivante il n'y avait aucun rapport. On a donc principalement autrefois étudié l'acidité naturelle des tourbières en dehors de l'écologie même de ces biotopes.

Quand on sait cependant l'importance prise par *Sphagnum* dans l'édification des tourbières acides, on s'étonne du peu d'attention qui a été accordée à son comportement, à sa biologie.

L'observation la plus simple mais aussi la plus importante pour justifier l'intérêt que nous avons attribué au *Sphagnum* dans ce travail est la suivante :

L'eau de pluie qui tombe sur les coussins de *Sphagnum* a un pH de 6.0-6.2. Après passage dans les brins, elle s'écoule à un pH de 3.8-3.9, et ce, avant d'avoir traversé une épaisseur quelconque de tourbe. L'acidité est donc *liée à la présence* du *Sphagnum* et dans ces conditions elle doit varier *suivant l'état physiologique de la mousse*. En effet, si l'état physiologique de la mousse n'intervient pas dans le phénomène d'acidification, s'il est indépendant de son métabolisme, on supposera à juste titre que la théorie physico-chimique de l'adsorption apporte une explica-

tion suffisante du phénomène. A ce sujet, les travaux antérieurs n'apportent pas grandes précisions et se révèlent très incomplets puisqu'ils ont été exécutés sur un matériel mort. Néanmoins, les auteurs concluent à une adsorption d'ions positifs sur les membranes du Sphagnum ou sur la tourbe et estiment cette explication suffisante.

Cependant, si on admet l'adsorption, il doit arriver un moment où la membrane est saturée et dès lors, comment se réalise la continuité de l'acidification, car celle-ci est continue dans les tourbières et les mares à Sphagnum.

Il est impossible de concevoir la continuité du processus sans faire appel à une régénération de la capacité d'adsorption ; de même qu'une résine échangeuse d'ions ne peut renouveler son action qu'après régénération par une base ou un acide suivant la nature de la résine.

Comment Sphagnum régénère-t-il sa capacité d'adsorption si nous suivons ceux qui lui attribuent cette faculté vis-à-vis des ions minéraux ? Ils ne l'expliquent pas et c'est pourquoi nous avons pensé que la question importante, celle qui devait être le point de départ de notre étude était de savoir si le métabolisme de la mousse participe au processus d'acidification (1).

Au terme de nombreuses expériences, nous constatons que Sphagnum vivant ou Sphagnum mort (tué) ne se présentent pas avec des capacités acidifiantes identiques. Au contraire :

1. *Sphagnum recurvum* L. vivant a toujours un pouvoir acidifiant supérieur à celui de la même espèce tuée.

2. *Sphagnum recurvum* L. vivant à la lumière maintient son pouvoir acidifiant d'un milieu eutrophique au cours de transplantations successives.

Nous pouvons aussi ajouter, car nous l'avons souvent vérifié, que *Sphagnum recurvum* L. vivant à l'obscurité perd peu à peu sa faculté d'acidification au cours de transplantations successives.

3. Les transplantations successives de Sphagnum tué mettent en évidence une perte graduelle du pouvoir acidifiant dans tous les milieux utilisés. Tout se passe comme s'il y avait épuisement d'un bagage acquis pendant la vie.

Devant ces faits, on doit admettre que la vie de la mousse joue un rôle important dans l'acidification et que l'aspect biologique du problème de l'acidité mérite une large considération.

Nous avons démontré expérimentalement que l'acidification du milieu est liée à la vie et que l'acidification par *Sphagnum* tué est comme un résidu des activités métaboliques antérieures à la mort. Nous confirmons ainsi les travaux de STELMACH (1926-8) et de BEIJERINCK (1933-9) qui ont insisté sur le caractère biologique du phénomène d'acidification.

Cette interdépendance de la vie de *Sphagnum* et de l'acidité du substrat prend une signification importante quand nous la considérons à l'échelle des tourbières. Si nous imaginons la disparition de la couverture végétale où dominent les sphaignes, nous déclenchons un relèvement du pH des eaux à plus ou moins brève échéance. De telles observations se vérifient d'ailleurs là où la couverture végétale a été altérée et où les sphaignes ont été progressivement supplantées.

Pour donner un caractère définitif à la conception de PAUL, (1906/10), qui veut que l'acidification du substrat résulte d'une sécrétion, par la mousse d'un acide organique inconnu, il faut mettre *en évidence et isoler soit du Sphagnum, soit du milieu dans lequel il est plongé un complexe acide*, facilement diffusible, puisque le phénomène d'acidification est immédiat.

On sait toute l'importance des acides dans le métabolisme végétal. Généralement, ces corps sont des produits labiles du métabolisme, leur sort est soit une décomposition totale en CO_2 et H_2O soit une reprise dans une nouvelle combinaison biochimique.

Or, dans le cas du *Sphagnum*, tout se passe comme si la production d'acide était une fin de réaction, aucune modification nouvelle n'existe plus et le végétal s'en débarrasse. La mise en évidence, que nous avons réalisée, d'un complexe acide émis *régulièrement* par *Sphagnum* pose un problème physiologique extrêmement important à savoir :

1) Quelles sont les conditions de sa formation ?

2) Pourquoi *Sphagnum* ne peut-il achever la desmolyse totale de cet acide, libérant ainsi le maximum d'énergie ou pourquoi ne peut-il le faire rentrer dans de nouvelles synthèses acides ? Quel est ce complexe ?

La réponse à la première question n'appartient pas à ce travail ; il s'agit d'une étude physiologique qui établirait à quel moment de l'âge physiologique le complexe acide apparaît et dans quelles conditions précises sa libération se réalise. A notre avis, ce problème devrait s'étudier au moyen de *Sphagnum* obtenu par germination expérimentale des spores.

En ce qui concerne la seconde question, on pourrait considérer la présence d'un acide comme un indicateur soit d'une déviation du schéma biochimique et enzymatique ordinaire soit d'une absence, à un moment donné, de l'équipement enzymatique susceptible d'achever la décomposition de cet acide ou de lui permettre d'entrer dans des synthèses nouvelles.

Jusqu'à présent, nous avons comme principal constituant du complexe acide, isolé un corps cristallin dont la formule élémentaire proposée est $C_4H_6O_4$ ou un multiple de cette dernière, en fait un homologue direct ou supérieur de l'acide succinique.

Or, l'acide succinique, dont la genèse a été établie par KREBS à partir de l'acide pyruvique, est un produit normal du métabolisme susceptible de subir le courant des transformations enzymatiques suivant le cycle représenté par la Fig. 9.

Le fait de trouver un homologue de cet acide, régulièrement excrété par *Sphagnum* est une preuve qu'il n'est pas réintégré dans le circuit biochimique normal ; il se peut donc très bien que l'équipement enzymatique adéquat à des étapes nouvelles soit absent.

Outre la présence de cet acide en C_4 (environ 80 mgr/40 Kgs *Sphagnum* frais), nous avons repéré aussi par chromatographie de partage sur papier, en méthode descendante, un acide inconnu de $R_f = 0,05$ (phase — Eau 1. — Butanol 1. — Benzène 1.), présent en quantité très faible.

La mise en évidence de ces substances acides et l'identification de l'une d'elles nous permet sans aucun doute de reprendre la confrontation entre les deux groupes d'hypothèse dont nous avons parlé antérieurement.

Nous avons démontré non seulement que le *Sphagnum* vivant élabore des substances acides mais encore que ces substances sont libérées dans le milieu auquel elles confèrent une acidité

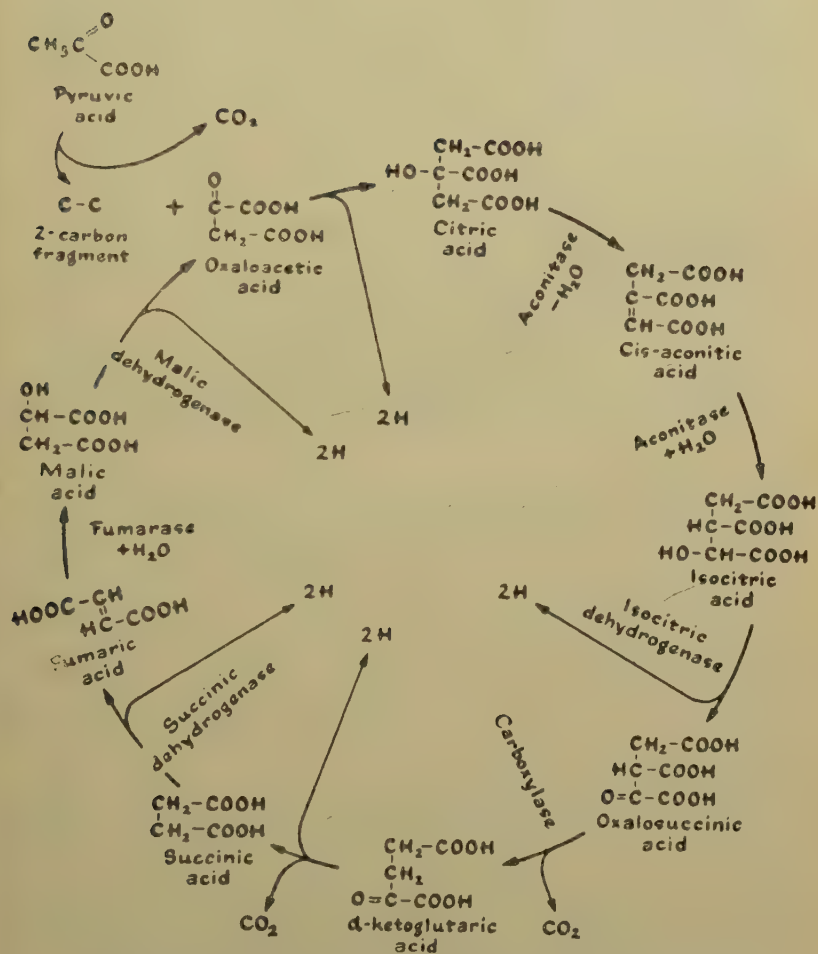


Figure 10-13. The individual steps involved in the oxidation of pyruvic acid through the Krebs cycle.

Extrait de Bonner et Galston.
Principles of Plant Physiology.

FIG. 9.

constante. Au moins deux substances acides participent à l'acidification du biotope des tourbières et leur présence est liée au métabolisme du *Sphagnum*.

D'autre part nos expériences ne permettent pas d'écarter totalement une influence éventuelle de phénomènes physiques d'adsorption. Nous avons vu que le jus d'expression de *Sphagnum* contient des substances du type humique. La structure particulière des substances dites humiques, l'état colloïdal sous lequel elles se présentent dans les sols et probablement dans les eaux à *Sphagnum*, doivent permettre le jeu des phénomènes de surface, et rien ne s'oppose à ce que les matières humiques, mises en évidence par nous, jouent aussi un rôle dans l'acidification et cette fois par mécanisme physicochimique d'adsorption. Mais pour la continuité de ce mécanisme d'action de surface, il faut dans tous les cas faire intervenir l'état de vie du *Sphagnum*.

A l'appui de cette manière de voir, nous invoquerons le travail de I. ANSCHÜTZ et F. GESSNER (6) publié en 1954.

Comme nous l'avons dit, ces auteurs considèrent *Sphagnum* uniquement comme un échangeur d'ions : desséché à l'air et réduit en poudre, lavé par une solution de soude 10 %, à l'eau distillée ensuite, *Sphagnum* est capable d'acidifier une solution normale de KCl de la même manière que *Sphagnum* sec non traité ; mais si l'on veut, ensuite, reproduire avec ce même *Sphagnum* une nouvelle acidification d'une solution fraîche de KCl, il faut au préalable régénérer par l'acide chlorhydrique sa capacité d'adsorption.

Or, nous avons vu que *Sphagnum* vivant est capable d'acidifier régulièrement un milieu au cours de transplantations successives.

On peut considérer que les phénomènes d'adsorption qui se produisent au contact du *Sphagnum* sec non vivant, se présentent également dans le cas de *Sphagnum* vivant mais comme dans ce cas, nous n'introduisons pas d'acides régénérateurs de la capacité d'adsorption au cours de l'expérience et qu'il est nécessaire que l'échangeur soit régénéré pour maintenir son action, il faut admettre que des acides apparaissent et qu'ils font partie de l'équipement biochimique de la mousse. A notre avis, ce sont les acides que nous avons mis en évidence qui, sur le vivant, per-

mettent le jeu des échanges ioniques de Sphagnum avec son milieu, pour autant que ce dernier contienne des ions échangeables.

Ainsi donc, l'acidification continue d'un substrat par Sphagnum résulte en dernière analyse d'un processus bien déterminé et qui est biologique : émission dans ce milieu d'acides organiques apparaissant au cours de métabolisme, et l'un au moins de ces acides a été isolé par nous.

CONCLUSIONS.

1. On peut enlever au Sphagnum tué la faculté d'acidifier le milieu.

a) par épuisement dans l'eau distillée (11);

b) par extractions successives d'un même lot par plusieurs solvants : éther de pétrole (d. 0,640), éther sulfurique et éthanol 94°.

Dans ce dernier cas, le Sphagnum extrait n'acidifie plus l'eau bidistillée mais nous trouvons dans l'éther sulfurique et l'éthanol des substances très acides.

2. On peut aussi extraire ces substances acides du jus de macération de brins vivants : les substances acides sont donc élaborées par le métabolisme de la mousse et diffusent dans le milieu extérieur.

3. L'étude des substances isolées par le jeu des extractions successives nous a permis de repérer un acide dont la chromatographie de partage sur papier fixe le Rf à 0.53-0.54 quand on utilise la méthode ascendante et la phase solvante Butanol-Eau-Acide formique. Cet acide ne s'identifie pas aux acides habituellement rencontrés dans les végétaux supérieurs.

4. L'étude des extraits aqueux de Sphaignes vivantes sur colonne de charbon activé NC/8/16 s'est révélée extrêmement intéressante. Elle nous a permis de mettre en évidence trois substances très différentes :

a) un acide bibasique de formule proposée $C_4H_6O_4$ ou un

multiple, c'est-à-dire un homologue direct ou supérieur de l'acide succinique. Son $R_f = 0.80$ en méthode descendante et en phase solvante Butanol-Eau-Acide formique.

Il est soluble dans l'eau, peu soluble dans l'éthanol et dans l'éther sulfurique. Il existe en quantités pondérales, soit dans le jus de macération de *Sphagnum* vivant, soit dans l'extrait éther alcool de *Sphagnum tué*; il est pour une bonne part responsable de l'acidification de l'eau dans laquelle est plongé *Sphagnum* vivant.

Son élimination de la mousse enlève à cette dernière la possibilité d'acidifier l'eau distillée. Il nous paraît possible d'affirmer qu'il joue un rôle important dans le phénomène d'acidification.

b) un acide à $R_f = 0.05$, méthode descendante et phase solvante Eau-Butanol-Benzène. Il a été simplement observé mais non isolé et existe en très petites quantités dans les jus de macération.

c) un complexe qui appartiendrait aux groupes des matières humiques. Il est soluble dans KOH 2N; la neutralisation progressive du mélange par HNO_3 amène sa précipitation aux voisinages de la neutralité.

Ce travail a pu être réalisé grâce aux conseils et à l'aide bienveillante qui nous furent accordés de manière constante par M. le Prof. R. BOUILLENNE et par M^{me} M. BOUILLENNE-WALRAND, Nous désirons leur adresser nos plus vifs remerciements.

Laboratoire de Physiologie de l'Institut Botanique
de l'Université de Liège et Station scientifique
des Hautes-Fagnes.

BIBLIOGRAPHIE

1. RAMAUT, J., Étude de l'origine de l'acidité naturelle des tourbières acides de la Baraque-Michel. *Académie royale de Belgique, Bulletin de la Classe des Sciences*, 5^e Série, Tome XLI, 1955.
2. JERMSTAD et JENSEN, *Pharm. Acta Helv.*, 25, 209, 1950.

3. LUGG, J. W. H. and OVERELL, B. T., One and two dimensional partition chromatographic separation of organic acids on an inert sheet support. Série A. *Australian Journal of scientific research. Physical sciences*, Vol. I, N° 1, p. 98-111, 1948.
4. MEIRON THOMAS, Les acides végétaux chez les plantes supérieures' Endaeavour, Vol. X, N° 39, 1951.
5. WACHTMEISTER, Carl, A., Studies on the chemistry of Lichens. I. Separation of depside components by paper Chromatography, *Acta chemica Scandinavia* 6, 818-825, 1952.
6. ANSCHÜTZ, I. und GESSNER, F., Der Ionenaustausch bei Torfmoosen (Sphagnum), *Flora*, Bd 141, 1954.
7. VAN BENEDEN, G., Rôle des tourbières sur la composition des eaux des ruisseaux des Hautes-Fagnes. *Archives de l'Institut de Pharmacie A. Gilkinet*, Liège, 1939-1940.
8. STELMACH, Die regulation der Substratacidität durch zwei Torfmoose ; *Sphagnum recurvum*. P. Beauv. und *S. cymbifolium* Ehrh. Cité dans *Blumea*, Vol. I, N° 1, 1934.
9. BEIJERINCK, W., Sphagnum en Sphagnetum. Uitgave van het Nederlandsch Biologisch Station. Mededeeling 6, 1934.
10. PAUL, H., *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, Vol. XXIV, 1906.
11. RAMAUT, J., Modifications de pH apportées par la tourbe et le Sphagnum secs aux solutions salines et à l'eau bidistillée. *Académie roy. de Belgique. Classe des Sciences*, 5^e Série, Tome XL, 1954.

BOTANIQUE

**Étude de l'origine de l'acidité naturelle
des tourbières acides de la Baraque-Michel.**

par J. RAMAUT (*),
Docteur en Sciences botaniques.

Résumé. — Ce travail a pour but de démontrer l'influence directe de *Sphagnum recurvum* vivant, dans l'acidification du substrat au contact duquel il se trouve.

Nos expériences montrent que :

1. *Sphagnum recurvum* vivant acidifie les solutions minérales dans lesquelles il est plongé — que le degré de cette acidification dépend de plusieurs facteurs parmi lesquels on note : la richesse minérale du milieu, son acidité propre, la quantité de *Sphagnum* utilisée, la durée de contact entre brins et milieux.

2. L'acidification est un processus biologique lié au métabolisme de la mousse : tant que celle-ci est en vie, l'acidification du substrat se maintient.

3. *Sphragnum* tué est capable d'acidifier temporairement le substrat mais la continuité du phénomène cesse très vite. En réalité, l'acidification observée résulte des activités antérieures à la mort.

4. L'acidification correspond à la diffusion dans le milieu d'un bagage substantiel acide.

Au début de ce travail, il nous est un bien agréable devoir de témoigner au Professeur et Madame Bouillenne nos sentiments de profonde reconnaissance. Pendant de nombreuses années, ils nous ont prodigué avec sympathie de précieux conseils et encouragements. Qu'ils veuillent trouver en ces quelques lignes l'expression de nos plus vifs remerciements.

(*) Présenté par R. BOUILLENNE.

Les problèmes phytosociologiques, écologiques, biochimiques, que posent les *tourbières acides* du Haut-Plateau de la Baraque-Michel sont nombreux et importants.

Il est bon de rappeler que l'éveil de l'intérêt scientifique pour les Hautes-Fagnes est dû à l'impulsion de Léon FRÉDÉRICQ qui consacra une importante étude (1904) à leurs faune et flore si particulières (1).

La Station Scientifique du Mont-Rigi, édiflée par l'Université de Liège, en 1924, a permis à de nombreux chercheurs de s'intéresser sur place, aux divers aspects des biotopes particuliers des Fagnes, de faire d'intéressantes observations et de réaliser des enquêtes et travaux expérimentaux.

Dans le cadre de l'écologie des tourbières acides de la Baraque-Michel, la question de savoir quelle est l'origine de l'acidité naturelle des tourbes et des eaux qui en découlent a retenu notre attention et nous a incité à reprendre l'étude commencée par feu Léon DELARGE (1939) mort au champ d'honneur, à la Lys, au début de la guerre de 1940 (2).

De nombreuses mesures de pH ont été faites dans les eaux des tourbières (R. BOUILLENNE) (3) et dans la tourbe, mais l'origine de l'acidité des eaux de tourbières acides, tant dans notre pays que dans les régions voisines, n'est pas entièrement élucidée.



Dans les Hautes-Fagnes, les observations et analyses en vue de résoudre ce problème se compliquent du fait qu'il existe deux faciès distincts : celui des Stech-champs et celui des tourbières (voir Travaux de la Station scientifique du Mont-Rigi et vue d'ensemble R. BOUILLENNE, 1955 (4)).

Le faciès des *Stech-champs* occupe les zones de sommet (environ 20 % de la superficie). Le sol y est constitué par un limon brun perméable reposant sur des argiles imperméables d'origine difficile à préciser. Cette constitution géologique entraîne la formation de nappes phréatiques à niveaux variables, fonction de la pluviosité locale.

Le trop plein de ces nappes s'écoule le long des pentes par des sources localisées en amont du second faciès, celui des *Tourbières*.

Le faciès des tourbières bombées et bas-marais acides occupe environ 80 % de la superficie du Haut-Plateau et est installé dans des cuvettes à fond imperméable correspondant à des dépressions marquées dans les flancs du Plateau.

Ces dépressions sont colonisées par une végétation caractéristique où dominent habituellement diverses espèces de Sphaignes hygrophiles. Celles-ci sont essentiellement turfigènes ; elles provoquent l'arrêt de la putréfaction et l'accumulation de la végétation morte.

Le sort de l'eau météorique dans ces régions et l'évolution de son pH sont liés tous deux aux conditions biogéographiques qui caractérisent ces deux faciès.

L'eau météorique, au pH 6.0-6.2, tombant sur les Stech-champs, s'infiltre dans la nappe phréatique où elle séjourne au pH 5.4-5.6 ; de là, le trop-plein s'écoule sur les pentes, entre dans la tourbe d'où il ressort à pH 4.4-4.6 avant de se jeter dans les ruisseaux des fonds de vallées.

Par contre, l'eau météorique qui tombe sur les tourbières, c'est-à-dire sur la végétation des Sphaignes passe directement du pH 6.0-6.2 au pH 3.8-3.9. Elle pénètre par grandes quantités dans la tourbe ou glisse lentement dans les tapis superficiels en cas de surabondance. Le passage brusque du pH 6.0-6.2 au pH 3.8-3.9 a été observé régulièrement depuis 1925 à la Station du Mont-Rigi. Il délimite le problème de l'acidité : *Comment l'eau de pluie s'acidifie-t-elle au contact du Sphagnum?*

Cette question si simple en apparence a, depuis près d'un siècle, suscité beaucoup de controverses et donné naissance à un certain nombre d'hypothèses dont nous retenons les principales.

En 1847 : SPRENGEL (5) montre que *Sphagnum* est une mousse acide ; à son contact, le papier de tournesol vire au rouge.

En 1906 : LEININGEN (6) confirme cette observation et titre l'acidité totale de la mousse en l'agitant dans une solution d'alcali.

En 1906 : PAUL (7) étudie les réactions de diverses espèces de

Sphagnum en présence de Carbonate calcaïque. Il conclut à une incompatibilité de la vie de la mousse en présence du calcaire. Il démontre que les espèces les plus acides, au sens de LEININGEN, sont aussi les plus sensibles. Pour expliquer la toxicité de la chaux, PAUL imagine que, dans les membranes cellulaires de Sphagnum, existent des composés acides indispensables au métabolisme et que leur neutralisation répond de la mort de la mousse. De plus, PAUL considère que ces substances acides sont hydrosolubles et *acidifient le milieu environnant*.

En 1908-1910 : BAUMANN et GULLY (8), partant des observations de SPRENGEL, LEININGEN et PAUL rattachent l'acidité des sols tourbeux à une propriété du Sphagnum ; mais rejettent sans appel l'hypothèse d'une sécrétion acide par la mousse. Selon eux, l'acidité de Sphagnum, tout comme celle des sols tourbeux, résulterait d'une adsorption ionique à la surface des colloïdes de la tourbe ou de la membrane cellulaire. Ils imaginent qu'au contact de ces colloïdes, un sel est scindé, le cation adsorbé et l'anion libéré ; ce dernier détermine l'acidification du milieu : ce n'est rien qu'un *phénomène physico-chimique d'adsorption*.

Il est curieux de constater que la plupart des travaux postérieurs à celui de BAUMANN et GULLY se sont ralliés à cette proposition sans tenter d'en apporter la preuve expérimentale (BAAS-BECKING en 1934 (9), WILLIAM et THOMPSON en 1936 (10)).

En 1954, une proposition de GESSNER et ANSCHÜTZ (11) fait encore de Sphagnum uniquement un échangeur d'ions.

On note pourtant, pendant la même période, un courant d'idées qui postule la possibilité que le Sphagnum joue un rôle direct dans l'acidification du milieu.

Les observations de STELMACH, en 1926 (12), montrent que certaines espèces de Sphagnum sont capables d'ajuster le pH du milieu à des valeurs qui leur conviennent. En 1933, celles de BEIJERINCK (13) expérimentant avec du Sphagnum vivant ou mort : *S. magellanicum* et *S. cuspidatum* et avec de la tourbe jeune prélevée sous ces espèces, apportent la preuve que Sphagnum acidifie le substrat dans lequel il est plongé. Bien que cette dernière expérience ne permette pas de conclusions sur une

participation possible de la vie au processus, elle reste cependant une expérience pionnière.

En 1935, le Professeur R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND (14), publient les résultats de nombreuses observations sur le Haut-Plateau. Tout en appréciant la théorie des échanges ioniques, ils émettent cependant quelques objections car ils ont constaté par de nombreuses analyses que les eaux des tourbières du Haut-Plateau sont d'une oligotrophie extraordinaire ; ce sont des eaux presque distillées. Dans ces conditions, on comprend difficilement la présence d'échanges ioniques importants.

A ce premier fait, s'ajoute l'observation de l'influence du *Sphagnum* sur le pH de l'eau météorique. Celle-ci tombe sur la végétation des Sphaignes à pH 6.0-6.2 et s'en écoule régulièrement au pH 3.8-3.9. Face à ces constatations, ces auteurs proposent des recherches destinées à établir l'influence éventuelle de la végétation dans l'acidité des biotopes tourbeux.

En 1939, L. DELARGE (2), dans une note préliminaire résultant des observations faites pendant plusieurs saisons et malheureusement disparues avec lui dans le début de la guerre de 1940, a insisté sur le rôle du *Sphagnum* dans la variation du pH des eaux des tourbières. Selon ses vues, l'acidification serait liée au métabolisme du *Sphagnum* vivant.

En 1954 (15), nous avons examiné l'action de la tourbe, sur diverses solutions salines. La conclusion était que la tourbe, elle aussi, peut acidifier un milieu dans lequel on la plonge et au cours de divers travaux, nous en sommes arrivé à penser que l'étude de l'origine de l'acidité des tourbières en partant de la tourbe ne peut donner de résultats valables à cause du fait que la tourbe est un matériel d'une complexité très grande.

Aussi avons-nous abordé l'étude en partant du *Sphagnum* lui-même, principal édificateur de la tourbe, et nous avons cherché à voir par quel mécanisme s'effectue le phénomène d'acidification.

Deux conceptions sont donc en présence :

— L'une attribue l'acidité des biotopes tourbeux à des phénomènes physico-chimiques d'adsorption et écarte délibérément toute influence biologique ;

— L'autre met en avant les aspects physiologiques et biochimiques liés à la vie même du *Sphagnum* qui devient alors l'élément fondamental se trouvant à l'origine de l'acidité des tourbes.

Réalisées dans des conditions expérimentales rigoureuses, les expériences à caractère biologique de STELMACH-BEYERINCK, de R. et M. BOUILLENNE et de leurs collaborateurs permettent d'affirmer que *Sphagnum* acidifie effectivement le milieu. Nous sommes en présence d'un fait mais nous manquons d'informations concernant la nature même du processus, de ses liens éventuels avec la vie et de son aspect quantitatif.

Nos premières expériences ont en quelque sorte été une confirmation des observations antérieures mais nous y avons introduit une unification des conditions expérimentales, qui a permis la comparaison des résultats.

I. ACIDIFICATION ET QUANTITÉ DE SPHAGNUM UTILISÉE.

Le premier point à résoudre est de savoir quelle quantité de *Sphagnum* doit être utilisée dans les expériences. En d'autres termes, l'acidification du substrat est-elle fonction de la quantité de *Sphagnum* mise en œuvre ?

Des lots de 20 — 40 — 60 et 80 brins de *Sphagnum recurvum* vivant, prélevés dans la Fagne Wallonne sont constitués. Les brins sont sectionnés à une distance de 8 cm du sommet ; de cette manière les parties mortes et brunâtres sont éliminées.

Les différents lots, sommet vers le haut, sont placés dans des vases de Berlin Pyrex de 250 cc, contenant 200 cc d'eau du Puits de la Station. Le pH de l'eau est déterminé par potentiométrie avant introduction des brins, ensuite des mesures de pH sont réalisées périodiquement pendant environ 24 h.

L'expérience est effectuée en serre — température 24-25° C — lumière naturelle des mois de mai et de juin.

Le tableau I fait part des résultats obtenus sur une moyenne de 10 observations.

TABLEAU I.

Acidification de 200 cc d'eau du Puits de la Station universitaire du Mont-Rigi en fonction du temps et du nombre de brins de Sphagnum recurvum (moyenne sur 10 observations). Au départ, l'eau du puits a un pH de 6.5.

Durée de contact	Lots de 20 brins	Lots de 40 brins	Lots de 60 brins	Lots de 80 brins
0 h.	6.5	6.5	6.5	6.5
$\frac{1}{2}$ h.	6.0	5.7	5.7	5.0
1 h.	5.6	5.25	5.2	4.4
2 h.	5.5	4.95	4.9	4.4
3 h.	5.5	4.9	4.8	4.3
4 h.	5.5	—	—	4.3
5 h.	5.4	4.6	4.6	4.3
20 h.	5.2	4.55	4.4	4.3
24 h.	5.2	4.55	4.4	4.3
Chute max. de pH	— 1.3	— 1.95	— 2.10	— 2.20

L'examen du tableau montre que :

1. L'eau du puits est acidifiée par les différentes quantités de brins utilisés.

2. L'acidification du milieu est progressive et fonction de la durée de contact.

3. On atteint dans chaque cas, après plusieurs heures, un pH limite qui s'établit d'autant plus rapidement que les brins sont plus nombreux.

4. Il existe une certaine quantité de brins pour laquelle l'acidification du milieu est maximale. Cette quantité se situe au voisinage de 80 brins.

5. Quand on compare les abaissements de pH provoqués respectivement par 20 — 40 — 60 — et 80 brins, on constate que si entre 20 et 40 brins la différence est appréciable, entre 40 et 60 elle est plus réduite, entre 60 et 80 elle est négligeable.

C'est en partant de cette constatation et pour des facilités pratiques que nous avons adopté des lots de 40 brins pour toutes nos expériences.

II. MODIFICATIONS DE pH APPORTÉES A DIVERS MILIEUX PAR SPHAGNUM RECURVUM.

L'eau du puits de la Station scientifique du Mont Rigi est un milieu oligotrophique.

Il est intéressant de comparer le comportement de *Sphagnum* dans divers milieux de composition variée, les uns très oligotrophiques (eau de tourbière, eau distillée), les autres riches en sels. Nous avons choisi le milieu de MARTHALER, dont la composition a été établie pour la culture de diverses plantes de tourbières acides.

Le milieu de MARTHALER (16) — 1939 — est constitué comme suit :

KH_2PO_4	— 0.143 gr
MgSO_4	— 0.143 gr
KCl	— 0.1052 gr
CaCl_2	— 0.3225 gr
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	— 0.554 gr
FeCl_6	— traces
Eau distillée	1.000 gr

Il a un pH de 5.5. Nous l'avons modifié en remplaçant le K_2HPO_4 par 20 mg de K_3PO_4 , ce qui amène le pH à 6.9-7.

Nous étudierons parallèlement le comportement de *Sphagnum* vivant et de *Sphagnum* tué.

A. *Sphagnum* vivant.

Les conditions expérimentales sont identiques à celles de la première expérience sur eau du Puits de la Station. Les milieux employés sont : eau bidistillée, eau de tourbière, Marthaler, Marthaler modifié et Marthaler modifié auquel nous ajoutons 1 % de glucose. Les deux derniers milieux Marthaler modifié avec ou sans adjonction de glucose sont amenés systématiquement à un pH voisin de 7 par le remplacement de KH_2PO_4 par K_3PO_4 .

TABLEAU II.

Acidification de 200 cc de divers milieux en fonction du temps, par 40 brins de Sphagnum recurvum vivant.

Durée de contact	Eau bi-distillée pH	Eau Tourbière pH	Marthaler pH	Marthaler modifié pH	Marthaler modifié + glucose pH
0 h.	6.40	4.40	5.50	6.70	6.90
$\frac{1}{2}$ h.	4.85	4.23	4.80	4.75	3.65
1 h.	4.75	4.20	4.60	4.25	3.60
2 h.	4.70	4.25	4.70	4.00	3.50
3 h.				3.90	3.40
4 h.	4.60	4.20		3.80	
5 h.				3.75	3.30
10 h.				3.65	3.00
16 h.	4.50	4.10	4.70	3.45	3.00
20 h.	4.50	4.10	4.70	3.45	3.00

On constate que :

1. *Sphagnum recurvum* vivant acidifie tous les milieux expérimentés.

2. Le fait le plus remarquable est que d'une manière générale, il se produit pendant la première demi-heure de contact une chute brusque de pH qui amène certains milieux, quelle que soit leur composition et leur pH de départ, à des valeurs fort comparables :

Eau distillée	de 6.4 à 4.85
Marthaler	de 5.5 à 4.8
Marthaler modifié	de 6.7 à 4.75

comme si le déclenchement brusque de l'acidification était une réponse automatique du *Sphagnum* à l'immersion, dans un milieu à réaction inadéquate.

Pour le Marthaler modifié additionné de glucose, qui a le même pH de départ que le Marthaler modifié, la chute de pH pendant la première demi-heure est encore plus rapide de 6.9 à 3.65.

Or, chacun sait quelle activation métabolique apporte le sucre aux organismes plongés dans les milieux nutritifs pauvres.

On pourrait donc déjà voir dans ce résultat un élément qui permette d'établir un rapport entre acidification et intensité du métabolisme.

L'eau de tourbière, qui est le milieu naturel du *Sphagnum*, a peu varié ainsi qu'il fallait s'y attendre.

3. L'arrêt d'acidification se traduit par une valeur stable de pH. Nous retrouvons ainsi ce qui a déjà été constaté dans l'eau du puits de la Station du Mont-Rigi.

4. *Des brins de Sphagnum de même espèce, en même nombre, n'acidifient pas les milieux examinés jusqu'au même degré final de pH.*

Les pH finaux obtenus dans l'eau distillée et le Marthaler (respectivement 4.5, 4.7) suggèrent à première vue que la concentration ionique du milieu extérieur joue peu dans le phénomène d'acidification : l'eau bidistillée est vide, le Marthaler est un milieu riche dit eutrophique. On peut cependant supposer que deux mécanismes physico-chimiques ont joué ici :

a) dans l'eau bidistillée, il pourrait y avoir excrétion pure et simple d'acide dans le milieu extérieur ;

b) dans le Marthaler, en plus de l'excrétion d'un acide, on pourrait envisager l'adsorption d'ions au niveau des membranes de *Sphagnum*.

Cette adsorption cependant dépasse la capacité tampon du milieu, puisque celui-ci continue à s'acidifier sous l'influence du métabolisme du *Sphagnum* vivant dans un milieu eutrophique.

On constate d'ailleurs que dans le Marthaler modifié, dont la capacité tampon est fortement diminuée, l'acidification finale due au *Sphagnum* vivant est plus considérable. En effet, le remplacement de la concentration 0,001 Mol (10—4) de KH_2PO_4 (1,143 gr) par une concentration moléculaire à peu près dix fois moindre de K_3PO_4 (20 mgr) amène une acidification beaucoup plus considérable du milieu de 4.70 à 3.45.

5. Enfin, l'addition de glucose au Marthaler modifié amène le pH final au plus bas, 3.00 ; ce qui constitue approximativement un point limite pour la vie du *Sphagnum*.

Nous nous trouvons, ici, en présence d'une réaction authen-

tiquement physiologique : l'intensité métabolique accrue du *Sphagnum* grâce au sucre amènerait dans le milieu une quantité plus considérable d'acide.

Si nos conclusions précédentes sont correctes, on doit prévoir que si on supprime l'activité métabolique du *Sphagnum* c'est-à-dire si on le tue avant de l'introduire dans les milieux, il n'y aura pas grande différence entre l'eau distillée et le Marthaler modifié.

C'est ce que confirme l'expérience suivante, dans laquelle on étudie le comportement du même nombre de brins de *Sphagnum recurvum* tués préalablement et placés ensuite soit dans l'eau distillée (pH 6.4), soit dans le Marthaler modifié (pH 6.9).

B. *Sphagnum* tué.

Du tableau de cette expérience qui résume les résultats obtenus sur brins vivants et sur brins tués, on peut tirer les données suivantes (voir tableau III) :

1. *Sphagnum recurvum* tué acidifie les milieux tout comme les brins vivants.

2. L'acidification se fait sentir d'une manière brusque dans les 60 premières minutes, avec une intensité très grande ; dans les heures suivantes, elle augmente encore légèrement et cesse dès la cinquième heure de contact entre brins tués et milieu.

3. Le pH le plus acide 4.20 est obtenu dans le Marthaler modifié, riche en phosphate ; dans le milieu le plus pauvre, l'eau distillée, il atteint une valeur moins acide 4.75.

4. Enfin, si on compare brins vivants et brins tués, on voit que les brins vivants acidifient les milieux plus que les brins tués. La différence entre brins vivants et brins tués est la moins forte dans l'eau distillée, ce qui est d'ailleurs conforme à ce que l'on sait de l'eau distillée qui est inhibitrice des phénomènes de vie.

TABEAU III.

Comparaison des modifications de pH apportées à des milieux naturels et synthétiques, *in vitro*, par *Sphagnum recurvum* vivant ou tué.

Durée de contact	Eau bidistillée		Marthaler modifié		Marthaler modifié glucosé vivant
	vivant	mort	vivant	mort	
0 h.	6.40	6.40	6.70	6.90	6.90
$\frac{1}{2}$ h.	4.85	4.98	4.75		3.65
1 h.	4.75	4.90	4.25	4.35	3.60
2 h.	4.70		4.00	4.25	3.50
3 h.		4.85	3.90		3.40
4 h.	4.60		3.80		
5 h.		4.75	3.75	4.20	3.30
6 h.					
7 h.					
8 h.			3.65		
10 h.					
12 h.					3.00
14 h.					
16 h.					
18 h.	4.50				
20 h.	4.50		3.45		
22 h.					
24 h.		4.75	3.45	4.20	3.00

III. LE MÉTABOLISME DE SPHAGNUM EST RÉELLEMENT RESPONSABLE DES DIFFÉRENCES D'ACIDIFICATION ENTRE BRINS VIVANTS ET BRINS TUÉS.

La vie joue-t-elle un rôle dans le processus d'acidification ? Si elle contrôle l'acidification du substrat, chaque fois qu'un même lot de brins sera plongé dans un milieu frais de pH défavorable, il y aura acidification ; dans le cas de brins tués, le pouvoir d'acidification devra très vite disparaître (au sens de STELMACH, qui veut que certaines espèces de *Sphagnum* ajustent le pH du milieu naturel à une valeur comptable avec leur vie).

L'expérience suivante est organisée pour répondre à cette question.

Des lots de 40 brins, taille 8 cm, sont plongés dans 200 cc. des deux milieux extrêmes : eau distillée et Marthaler modifié. On suit l'acidification du milieu et après 24 heures les brins sont égouttés sur filtres puis plongés à nouveau dans le même milieu, *mais frais*. Ces transplantations sont répétées plusieurs fois. Toutes les conditions extérieures sont identiques à celles des expériences précédentes.

Le tableau IV montre les pH obtenus après chaque transplantation, pour chacun des deux milieux et pour *Sphagnum* vivant ou tué.

TABLEAU IV.

Modifications de pH au cours de transplantations successives avec brins vivants et brins tués.

Renouvellements de 24 en 24 heures	Eau bidistillée		Marthaler modifié	
	vivant	mort	vivant	mort
	de pH	de pH	de pH	de pH
Premier contact	6,4 à 4,65	5,4 à 4,75	6,7 à 3,50	7 à 4,20
Premier renouvellement	6,3 à 5,00	5,4 à 5,20	7,0 à 3,65	7 à 4,40
Second renouvellement	6,4 à 5,35	6,4 à 5,60	7,0 à 3,60	7 à 4,60
Trois. renouvellement	6,5 à 5,80	5,4 à 5,90	7,0 à 3,60	7 à 4,90
Quat. renouvellement			7,0 à 3,80	7 à 5,40
Cinq. renouvellement				7 à 5,70
Six. renouvellement				7 à 6,12

A. BRINS VIVANTS.

1. Le pouvoir acidifiant est non seulement *différent dans chaque milieu*, mais son évolution au cours des transplantations successives est *également différente*; en effet :

a) dans l'eau distillée à pH voisin de 6,5, on constate que le pouvoir acidifiant décroît au cours des transplantations successives ;

b) dans un milieu *eutrophique* à pH voisin de 7, le pouvoir acidifiant conserve une valeur égale au cours des diverses transplantations ; après 120 h. de contact renouvelé, le pouvoir acidifiant est à peu près le même qu'après 24 heures.

B. BRINS TUÉS.

Voyons à présent le comportement au cours de transplantations successives de *Sphagnum* tués.

1. Dans l'eau distillée, il y a diminution régulière du pouvoir que les brins soient vivants ou morts, et le pH final après trois ou quatre transplantations est sensiblement le même dans les deux cas.

2. Par contre, dans le Marthaler modifié, milieu riche en phosphates, une grande différence apparaît entre le comportement des brins vivants et des brins tués au cours des transplantations.

Tandis que les brins vivants assurent une acidification à peu près constante, dans les divers renouvellements du milieu, les brins morts au contraire diminuent progressivement d'efficacité au fur et à mesure de son renouvellement.

Il apparaît donc clairement ici que l'acidification est liée à la vie du *Sphagnum* et que le pouvoir acidifiant de la mousse vivante dépend de plusieurs facteurs : de la composition du milieu, de la durée de contact entre *Sphagnum* et milieu, de la vigueur des brins.

Confrontons maintenant ces premiers résultats et les hypothèses formulées précédemment :

1. *L'acidification résulterait d'une adsorption ionique à la surface des colloïdes de la membrane cellulaire ?*

Si l'on peut admettre l'idée d'une adsorption à la surface des membranes, on doit aussi envisager le fait que les colloïdes finissent par être saturés et cela d'autant plus rapidement que le milieu est riche en ions.

Ainsi, lorsque nous utilisons le milieu de Marthaler modifié, milieu riche en ions, les colloïdes de la membrane cellulaire devraient très vite être saturés au cours des transplantations successives ; parallèlement, le pouvoir acidifiant devrait diminuer et finalement être nul. Or, avec les brins vivants, il n'en est rien, le pouvoir acidifiant se maintient à chaque transplantation : *ou bien l'adsorption n'intervient pas ou celle-ci est présente, et, dans ce cas, la mousse, par un mécanisme interne, lié à la vie, régénère sa capacité d'adsorption.*

Avec des brins tués, l'acidification décroît à chaque transplantation et finalement n'existe plus. On devrait admettre, dans ce cas, que la perte de pouvoir acidifiant est due à une saturation irréversible des colloïdes de la membrane cellulaire.

La comparaison entre vivants et tués amènerait la conclusion que sur les vivants, il y a régénération de la capacité d'adsorption par un mécanisme biologique.

Dans l'eau distillée au contraire, on imagine difficilement des phénomènes d'échanges ioniques considérables dus à des activités métaboliques. D'ailleurs, le fait que brins vivants et brins morts s'y comportent sensiblement de même manière, montre qu'il n'y a pas d'activité métabolique permettant la régénération du pouvoir d'adsorption des membranes et la continuité dans l'acidification.

2. L'acidification résulterait de la sécrétion d'un acide inconnu?

Nos résultats montrent que l'acidification est liée à une activité métabolique de la mousse ; en effet, chez *Sphagnum* vivant l'élaboration continue d'un radical acide entraîne la constance du pouvoir acidifiant ; chez *Sphagnum* tué, l'acidification est le résultat de synthèses antérieures à la mort ; une fois que le produit formé est épuisé, le phénomène cesse.

Une conclusion est certaine, qu'il s'agisse d'adsorption ionique ou d'une sécrétion d'un acide inconnu, l'acidification dépend étroitement de la vie de la mousse, puisqu'elle est nécessaire pour expliquer aussi bien la régénération du pouvoir d'adsorption que la sécrétion continue d'un acide.

Dans une prochaine communication, nous montrerons que le facteur responsable de l'acidification des milieux est un acide organique éliminé par *Sphagnum* au cours de son métabolisme ; acide que l'on peut extraire et obtenir à l'état cristallin.

Institut de Botanique de l'Université de Liège.
(Laboratoires de Physiologie végétale
et Station Scientifique des Hautes-Fagnes).

BIBLIOGRAPHIE

1. FREDERICQ, L., L'ilôt glaciaire de la Baraque Michel. *Bull. Ac. Royale de Belgique, Cl. Sciences*, 1904.
2. DELARGE, L., Variations du pH des eaux des tourbières de la Baraque-Michel sous l'influence de la pluie et de la sécheresse. *A.F.A.S.*, 63^e Session, 1939.
3. BOUILLENNE, R., Les eaux des Tourbières de la Baraque Michel. *Annales de la Soc. Géologique de Belgique*, t. LVII, Bull. 5, 1934.
4. BOUILLENNE, R., Les Hautes Fagnes de la Belgique. Universal Copy, rue J. d'Outremeuse, Liège.
5. SPRENGEL, C., Cité dans Skene « The acidity of Sphagnum and its relation to chalk and mineral salts ». *Annals of Botany*, Vol. XXIX, n° CXIII, 1915.
6. LEININGEN, W., *Naturwiss. Zeitschr. f. Forst-u. Landwirtsch.*, 1907.
7. PAUL, H., *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* Vol. XXIV, 1906.
8. BAUMANN, A. und GULLY, E., *Mitteil. der Kön. bayer. Moorkultur-anstalt*. Heft 4, 1910.
9. BAAS-BECKING et NICOLAI, Ecology of a sphagnum bog. *Blumea*, Vol. I, n° 1, 1934.
10. WILLIAMS und THOMPSON, *International Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. Bd 33, 1936.
11. I. ANSCHÜTZ und F. GESSNER, Der Ionenaustausch bei Torfmoosen. *Flora*, Bd. 141, 1954.
12. STELMACH, Die Regulation der Substratacidität durch zwei Torfmoose. *S. recurvum*. P. Beauv. und *S. cymbifolium* Ehrh. Cité dans *Blumea*, vol. I, n° 1, 1934.
13. BEIJERINCK, W., Sphagnum and Sphagnetum-Uitgave van het nederlandsch biologisch Station. Mededeeling 6, 1934.
14. BOUILLENNE-WALRAND, R. et M., Contribution à la Phytogéographie des Hautes Fagnes en Belgique. Imprimerie J. Duculot, Éditeur, Gembloux, 1935.
15. RAMAUT, J., Modifications de pH apportées par la tourbe et le sphagnum secs aux solutions salines et à l'eau bidistillée. *Académie Royale de Belgique, Bull. de la Classe des Sciences*, 5^{me} série, t. XL.
16. MARTHALER, H., Die Stiekstoffernahrung der Hochmoorpflanzen. Zugleich ein Beitrag zum Xerophytenproblem. *Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik*, Berlin, 1939.

BIOLOGIE VÉGÉTALE

**Quelques observations concernant la
Biologie de *Colchicum autumnale* L.**

par EMMA FRITSCHÉ (*).

Résumé. — *Colchicum autumnale* L. est une Liliacée vivace à tige tubérisée sympodique dont chaque tubercule ne vit qu'un an. La fructification, qui a lieu au printemps, est accompagnée de feuilles larges, rubanées, dont les produits d'élaboration sont mis en réserve dans la partie inférieure de la tige, laquelle se trouve à une profondeur de 25 cm... Dès l'automne un bourgeon latéral se réveille et se termine par une fleur dont la pollination à l'air libre est assurée par l'allongement du périanthe et des styles ; l'ovaire demeure dans le sol, à 25 cm, où il passe l'hiver.

Pendant la phase hivernale, des substances, qui ont été élaborées par photosynthèse et qui étaient mises en réserve dans le tubercule, passent dans le rameau florifère dont la base se tubérise à son tour.

Un intervalle hivernal sépare le moment de la fécondation de celui de l'allongement du pédoncule fructifère et des feuilles.

Les premiers stades de la germination sont du type général des Monocotylées. Mais les plantules de *Colchicum autumnale* se distinguent d'une manière très particulière par le mode de formation de leurs tubercules et par le géotropisme positif de leur troisième feuille, il en résulte que le bourgeon axillaire de cette feuille s'enfonce dans le sol. Les tubercules successifs sont de plus en plus gros et progressivement enfouis et cela pendant les vingt premières années que dure la période végétative. Le mode d'enfoncement des tubercules est particulier à *Colchicum*.

Colchicum autumnale L. est une Liliacée qui croît dans les prairies humides de Belgique ; elle est surtout connue par ses

(*) Présentée par M. P. MARTENS.

fleurs, qui apparaissent à l'automne (d'où son nom) en touffes serrées et dont la couleur, d'un mauve tendre, contraste avec le fond vert de la strate herbacée.

Elle est très répandue, notamment aux environs de Liège, le long de l'Ourthe près de Tilff, de la Meuse à Wandre, du Bocq à Ciney, de la Sambre à Solre/Sambre, du Viroin à Olloy, etc., souvent dans les terres inondables ; elle se maintient dans ses stations en raison de la profondeur à laquelle se développent ses organes végétatifs (0,20 à 0,25 m), ainsi protégée contre les tentatives d'extirpation.

Cette espèce est aussi commune en Europe centrale et orientale. D'autres espèces du genre *Colchicum* se rencontrent un peu partout, sauf dans les contrées septentrionales et montagnardes. Elles sont assez nombreuses, ENGLER (7) mentionne 30 espèces européennes et méditerranéennes.

La flore de HEGI (8) en compte une trentaine d'espèces.

Les différences qui les distinguent sont peu apparentes à première vue, elles ne concernent d'ailleurs que les organes qui se développent au-dessus du sol. Remarquons que certaines espèces fleurissent normalement au printemps.

Nous ne considérerons ici que *Colchicum autumnale* L.

Tout d'abord, il nous est particulièrement agréable de remercier le Baron M. de SELYS LONGCHAMPS, Secrétaire perpétuel honoraire de l'Académie royale de Belgique, auquel nous devons d'avoir pu mener à bien cette étude en nous procurant des plantes entières, recueillies à plusieurs époques de l'année et choisies aux moments les plus opportuns, puisant dans l'abondante « réserve » de son magnifique domaine de Haljoux (Ciney en Condroz) ; le Professeur A. MONOYER qui a bien voulu, lui aussi, se joindre à nous dans la recherche de plantules et de germinations, et enfin le Professeur R. BOUILLENNE qui a revu le travail.

A. *Plante adulte à l'époque de la floraison* (fig. 1).

La floraison commence ordinairement dès le début du mois d'août : elle se prolonge pendant le mois de septembre, jusqu'à

l'apparition des premières gelées. Peu avant l'apparition de la fleur, on voit sortir au ras du sol, un organe pointu, creux, vert, sommet d'une gaine qui contient la fleur. Poussées par l'élongation du tube de la corolle ⁽¹⁾, les pièces du périanthe déchirent cet organe et s'épanouissent au-dessus du sol. La force de cette poussée est telle que M. DE SELYS en a vu percer trois épaisseurs de papier dans lequel les plantes avaient été emballées en vue d'un envoi.

Peu après leur sortie du sol, les six pièces du périanthe s'étaient en deux rangs : trois externes et trois internes en alternance. Il y a six étamines, le pollen est gras. Les trois styles se terminent chacun par un stigmate papilleux. Ces caractères indiquent une pollinisation par les insectes (fleurs entomophiles) ; mais l'auto-pollinisation est possible par les mouvements des pièces du périanthe qui se ferment dès que le temps s'assombrit ; elles maintiennent de la sorte les anthères et les stigmates appliqués les uns contre les autres. Il faut remarquer que la longueur du tube pollinique est nécessairement celle du style ; on sait que ce tube germe à la façon d'un mycélium, c'est-à-dire en parasite des tissus qu'il résorbe et traverse pour arriver à l'intérieur de l'ovaire, qui est situé très bas au fond du périanthe, c'est-à-dire sous la surface du sol.

Organes souterrains. Pour les retirer sans les endommager, il faut enfoncer la bêche à une profondeur de 25 cm, ce qui présente une difficulté.

Après avoir dépouillé la plante de ses enveloppes brunes, provenant des années précédentes (fig. 1, 2), on met à nu un organe globuleux, plein, et qui est le *tubercule*, nous dirons de 1951. Une gaine close, brune, dont l'insertion fait tout le tour de la base du tubercule, constitue la feuille n° 2 (la feuille n° 1, étant très mince, a disparu). Elle est appliquée contre le tubercule dont elle épouse la forme ; elle se prolonge en une pointe qui comme nous l'avons vu protège la sortie de la fleur ; la partie basilaire qui correspond à la nervure médiane forme une sorte de sac (a, 3) qui contient les toutes jeunes racines du rameau de 1952, ainsi que son écaille.

⁽¹⁾ On considère souvent et par erreur, le tube de la corolle comme un pédoncule.

Ce sac présente une forme particulière et unique, qui est signalée ici pour la première fois (fig. 5, 6) ; elle est le résultat d'une excroissance de la gaine vers le bas, formant une languette (a, b) qui se rattache à l'autre partie de la gaine (a', b') présentant des dents-de-loup dont la fragilité favorise le percement par les racines.

Les fig. 2 et 3 indiquent que ce sont les racines du tubercule de 1952 qui traverseront la feuille 2 du tubercule de 1951 ; les racines du tubercule de 1951, elles, se sont frayé un passage dans le sac de la gaine de 1950, non représentée dans la figure, parce qu'elle tenait au tubercule de 1950 qui est flétri.

Au niveau un peu supérieur à celui des racines, on remarque sur le côté de chaque tubercule, une sorte de croissant tubérisé, à pointe dirigée vers le bas (fe. 3, fig. 2, 3 et 4), il possède les caractères morphologiques d'une feuille.

Le tubercule présente une structure de tige de Monocotylée : une coupe transversale pratiquée dans le milieu montre les faisceaux dont le bois est orienté vers le centre, une symétrie selon plusieurs plans, un parenchyme abondant. On voit deux cicatrices, une à la base (c), qui provient de l'ancienne attache au tubercule de l'année précédente et une au sommet (c'), qui est laissée par la tige florifère disparue. (Notons que ce tubercule est considéré comme étant de 1951).

Les diverses coupes transversales que nous avons réalisées et que nous n'avons pas figurées montrent un parcours de faisceaux très démonstratif en ce qui concerne les relations entre les organes qui viennent d'être décrits : la figure 12 représente une coupe optique longitudinale ; on y voit des faisceaux partant de la cicatrice de la base, c, les uns se rendent vers le tubercule, les autres vers la feuille écailleuse (fe. 3) avec ramifications vers le bourgeon axillaire (faisceaux gemmaires), cette conformation est vraiment celle d'une tige au niveau d'un nœud.

Il s'ensuit que l'écaille tubérisée, à géotropisme positif est bien la feuille n° 3 du tubercule de 1951.

Rameau florifère. Nous venons de remarquer qu'il est à côté du tubercule de 1951, dans l'aisselle de la feuille 3. Il est entouré de deux gaines dont l'une est membraneuse (fe. 1, 2, fig. 3) ; elles ont la forme décrite à propos du tubercule de 1951 (v. fig.

3, 8). La figure 3 montre que ce rameau se termine par la fleur (il y en a parfois deux ou trois), à la base de laquelle sont ordinairement trois feuilles très jeunes en forme de languettes, elles entourent la partie inférieure du périanthe ; celui-ci est un long tube (20 à 25 cm) au fond duquel l'ovaire est supère (Liliacées), il comporte trois loges contenant de nombreux ovules à placentation centrale (fig. 10). Chacun des carpelles se prolonge en un style de la longueur du tube du périanthe et terminé par un stigmate papilleux (la fig. 3 ne représente que la moitié inférieure des styles).

La fleur de Colchique rappelle celle de Crocus, à la différence que cette dernière a l'ovaire infère (Iridées).

Signalons en outre que le rameau florifère n'étale ses feuilles que longtemps après la floraison pendant le printemps de l'année suivante. Nous reviendrons plus loin sur ce fait.

L'entre-nœud n° 3 a déjà tendance à se tubériser et son écaille (fe. 3) qui est positivement géotropique, porte dans son aisselle le bourgeon qui se développera en tige florifère en 1953. Les fig. 4 et 9 représentent ces bourgeons vus de face.

Fructification (fig. 7 et 8). La fructification commence pendant la fin de l'automne, se poursuit pendant l'hiver et le printemps. Dès le mois de mai, la tige fructifère s'allonge et les feuilles apparaissent au-dessus du sol, ordinairement au nombre de trois ; elles sont longues, rubanées, d'un vert sombre, dont les touffes se distinguent aisément de l'herbe des prairies.

Il n'y a ordinairement qu'un seul fruit entouré par ces feuilles, rarement deux ou trois. Cependant l'ovaire n'est pas encore très apparent, il n'atteint sa taille normale que vers la fin du mois de mai ou début de juin ; ainsi donc, après la fécondation automnale, les activités de maturation du fruit sont printanières. Entre ces deux périodes, fécondation et maturation du fruit, il existe donc une phase de « dormance ».

Les capsules ont trois loges qui se séparent à maturité, dans leur partie supérieure et qui sont surmontées chacune du style desséché sous forme d'un filament noir.

La déhiscence a lieu vers la mi-juin (fig. 8) ; les graines libérées sont disposées en petits tas, après que les tiges en voie de flétrissement se sont penchées vers le sol.

Les graines sont visqueuses (fig. 11) et ne semblent pas pouvoir être disséminées par le vent ; cependant, on constate que les plantes finissent par se répandre de plus en plus ; la dissémination pourrait s'effectuer par les fourmis (comme c'est le cas chez *Crocus*), ou lors de la fenaison, ou bien encore par adhérence aux pieds des herbivores, ou enfin transportées par l'eau lors des inondations.

Parties souterraines. La fig. 8 nous apprend que le tubercule de 1951 s'est vidé au profit du 3^e entre-nœud du rameau de 1952, qui se termine par les capsules. La fig. 9 montre le même tubercule vu du côté du bourgeon de 1953. Remarquons que le tubercule 1952 présente maintenant les mêmes caractères que celui de 1951 à la même époque ; il le remplace ; il est situé à côté et au *même niveau* ; il a développé ses jeunes racines qui sont à la même profondeur que les anciennes ; quant au bourgeon (bg.) il fleurira à l'automne suivant.

Périodicité. D'après ce qui vient d'être exposé, il n'y a jamais qu'un seul tubercule à la fois et sa durée correspond à un an qui commence à l'automne, époque de la floraison. Rappelons que le sommet étant occupé par une fleur, la croissance du rameau florifère est limitée, mais le bourgeon de remplacement situé dans l'aisselle de la fe. 3 se développe en un tubercule nouveau, à côté de l'ancien, il émet un faisceau de racines qui explorent une portion du sol non encore épuisée. La contraction des racines ne semble donc pas nécessaire pour maintenir le niveau de profondeur dans le sol.

D'autre part, comme chaque tubercule est un rameau du précédent, l'ensemble formerait un sympode si les rameaux étaient vivaces. Cette disposition est schématisée fig. 12bis où l'on a supposé que les tubercules vivent plus d'un an, mais ce « sympode » est, chaque année, réduit à un seul rameau tubérisé.

En ce qui concerne la succession des périodes physiologiques floraison et fructification, la plupart des végétaux de nos climats suivent le rythme saisonnier à floraison printanière et fructification estivale ; *Colchicum autumnale*, lui, semble « commencer » par une fructification printanière. L'étude des organes souterrains révèle que la fructification est retardée jusqu'au printemps et qu'une période de repos apparent s'installe entre les deux

phénomènes⁽¹⁾ ; floraison, fécondation d'une part et fructification d'autre part.

Il en résulte que si l'on n'observe que les organes superficiels, on pourrait croire que les feuilles se développent avant les fleurs, ce qui n'aurait rien d'extraordinaire, mais l'étude des organes souterrains démontre que le bourgeon développe sa fleur avant les feuilles qu'il porte. Ce sont donc les feuilles du rameau adulte qui élaborent les substances nécessaires à l'organisation du jeune rameau suivant (floraison et tubérisation).

En résumé, on peut dire que le cycle biologique de *C. autumnale* s'accomplit en quatre temps principaux : 1) photosynthèse de glucides, de lipides, biosynthèse de protides et de corps divers liés aux facteurs de sexualisation ; 2) accumulation de ces différentes substances dans le tubercule de 51 ; 3) migration de celles-ci vers le bourgeon terminal de 1951, qui se sexualise et fleurit en automne de 1951 ; 4) ensuite phénomènes de translocation liés à la maturation des fruits, à l'enrichissement du tubercule de 1952, phénomènes qui, après l'hiver, profitent de la photosynthèse dans les feuilles, dès qu'elles se sont épanouies au printemps, par un appoint d'auxines.

Il y a donc deux poussées vers le haut, distinctes et séparées : une du tube de la corolle ; une du pédoncule fructifère. Et une poussée vers le bas et simultanée des fe. 1, 2, 3, et des jeunes racines. La tige se tubérise au moment où son extrémité supérieure s'allonge et porte hors de terre le pédoncule fructifère avec sa rosette de feuilles.

Germination. Après bien des essais variés et infructueux, nous avons obtenu, le 30-1-53, la levée de graines dans les conditions suivantes : des capsules prises au moment de leur déhiscence, ont été déposées entre deux épaisseurs d'ouate. Le seul résultat a été obtenu en maintenant les graines pendant l'hiver à la température de 0° C. ; elles ont germé en fin janvier par une subite et brève température printanière, mais avec un succès limité à 10 %.

Au sortir de la graine, le cotylédon obéit à un géotropisme

(1) La floraison est d'ailleurs retardée également, elle est tardive.

positif ; dans son prolongement, un hypocotyle très court et une racine principale qui s'allonge de 5 à 10 cm. Le sommet du cotylédon demeure dans la graine et joue le rôle de suçoir ; la gaine cotylédonaire forme une protubérance qui pousse vers le haut (géotropisme négatif). La gemmule, au fond du tube cotylédonaire, se trouve à quelques millimètres de profondeur dans le sol ; elle mesure à peine un millimètre de diamètre et elle donne une feuille engainante tubulée, qui finit par percer le cotylédon.

D'après Fournier (17), la germination a lieu dès l'automne dans le midi de la France. Ici, nous l'avons obtenue en janvier. Il faut, d'après cet auteur, une vingtaine d'années à la plantule pour devenir une plante adulte, aussi n'avons-nous pas pu poursuivre nos cultures. Mais nous avons pu retrouver les stades successifs et intermédiaires dans toutes une série d'exemplaires de jeunes plantes trouvées par M. MONOYER, dans de l'humus à l'ombre d'un bois voisin du champ à Colchiques, de Ciney, et dans une prairie de Solre/Sambre. Ces récoltes nous ont permis d'observer ce qui suit : 1) le cotylédon demeure longtemps attaché à la graine dans l'intérieur de laquelle il développe son suçoir qui digère l'albumen au profit du premier développement de la plantule (fig. 22, suç., comparer à *Tradescantia* 23). 2) La 1^e feuille de la gemmule, sort du tube cotylédonaire, dépasse le niveau du sol, et elle ressemble à un brin d'herbe. La tige se constitue, son premier entre-nœud se tubérise, son bourgeon terminal ne produit pas de fleur (fig. 16, 17, 18). 3) (fig. 16) Une écaille à géotropisme positif apparaît au bas de ce tubercule, quasi microscopique ; un bourgeon se forme dans l'aisselle de l'écaille (bg.) ; quelques racines adventives apparaissent au premier entre-nœud, tandis que la racine principale, nécrosée, disparaît. Nous sommes au tout premier stade d'un cycle qui va se répéter aussi longtemps que la plante sera en vie. 4) Le bourgeon axillaire (fig. 18) se développe en un tubercule pendant que le tout premier se vide ; il ne fleurit pas, mais il a une croissance limitée ; il porte une feuille écailleuse à géotropisme positif (fe. 3) dans l'aisselle de laquelle se trouve un bourgeon (bg. fig. 16). Deux gaines foliaires sont insérées aux deux premiers nœuds et possèdent le sac minuscule qui reçoit les racines

du tubercule suivant ; le mécanisme de la périodicité est maintenant parfaitement amorcé (fig. 18).

Mode d'enfoncement. Nous avons vu que les premiers tubercules sont très petits et situés à un centimètre à peine de la surface du sol, et que les tubercules adultes, qui mesurent 5 à 7 cm de hauteur, sont à une profondeur de 20 à 25 cm... Les fig. 19, 20, représentent le mode d'enfoncement par le jeu de l'écaille n° 3, à géotropisme positif ; cette écaille, de chacun des tubercules successifs, s'allonge un peu plus chaque année, son bourgeon aisselier subit un déplacement curieux vers l'extrémité de l'écaille. Ainsi poussés chaque année de quelques millimètres plus bas, les bourgeons se succèdent et atteignent finalement le niveau spécifique. Les racines, qui sont toujours adventives, et qui naissent chaque fois sur les nouveaux tubercules sont, elles aussi, de plus en plus bas, elles ne manifestent aucune contraction ni raccourcissement.

Ce mode d'enfoncement est spécial à *Colchicum autumnale*, et c'est la première fois qu'il est signalé.

On pourrait tenter une expérience qui consisterait à replanter des tubercules à 5 ou 6 centimètres de la surface, et si l'hiver n'est pas trop rigoureux, constater s'ils reprennent leur niveau normal par le jeu de leur écaille (v. ascenseur de la Tulipe).

Nous avons signalé que d'après FOURNIER (17), il faut une vingtaine d'années à *C.* pour atteindre la profondeur normale. A partir de cette période, le tubercule ne s'enfonce plus, il a aussi atteint ses dimensions normales, il est adulte et commence à fleurir. Chez *Colchicum*, la période végétative est donc très longue (v. aussi DAVID, 22).

Anomalies. Certains tubercules présentent des bourgeons adventifs, situés ailleurs que dans l'aisselle de la feuille 3 (fig. 13, 14). Ces bourgeons se développent en rameaux identiques aux rameaux normaux et semblent se comporter de la même manière. On pourrait se demander s'ils ne sont pas à l'origine de ces floraisons printanières que l'on observe parfois et dont il sera question plus loin (v. p. 247).

HISTORIQUE ET DISCUSSION.

Nous avons signalé que les flores mentionnent un grand nombre d'espèces du genre *Colchicum*. Ces espèces ne diffèrent entre elles que faiblement par des caractères qui sont particuliers aux organes superficiels. La plupart d'entre elles ont une floraison automnale ; quelques-unes, comme *C. Bertolone*, fleurissent régulièrement au printemps. Rappelons à ce propos que le genre *Crocus*, dont les espèces les plus connues fleurissent au printemps, compte aussi des espèces automnales. Il arrive d'ailleurs parfois à *C. automnale* de fleurir au printemps, ce fait fut signalé par plusieurs auteurs et certains ont cru pouvoir en faire une variété ou une race spéciale (1 à 8) sous le nom de *C. vernum* Schrk., *C. vernale* Hoff. ; mais il semble que cette manière de voir doive être contestée ; en effet, M. DE SELYS LONGCHAMPS (15) attire l'attention sur la rareté du phénomène (trois ou quatre fois en 1/2 siècle et par hasard en une seule saison) ainsi que sur sa brièveté.

D'après ce dernier auteur, les floraisons massives (fleurs par plusieurs centaines en 1928) sont apparues après un hiver clément, depuis le début de février jusqu'à mi-mai ; les fleurs étaient accompagnées des feuilles mais elles sont demeurées stériles. Des plantes de ce lot, prises délicatement avec leur motte de terre, ont fleuri en automne de la même année ; elles ont ensuite repris leur rythme habituel.

Des floraisons sporadiques printanières ont lieu aussi de temps en temps.

M. DE SELYS LONGCHAMPS a prélevé un échantillon anormal qu'il a offert au Département de Morphologie végétale de l'Université de Liège. Il se caractérise par des feuilles assez étroites, une fleur assez mal conformée. Bref, l'auteur cité ne partage pas l'avis de ses prédécesseurs qui font de ces individus à floraison printanière accidentelle, des variétés stables. Il n'a toutefois pas observé les organes souterrains ; or nous avons vu qu'ils ne fleurissent qu'une fois. Chaque tubercule n'ayant une durée que d'un an. Nous croyons donc pouvoir émettre l'avis que les tubercules anormaux à floraison printanière ont produit chacun un bourgeon normal qui a fleuri à l'automne et qui a continué le cycle habituel.

Il ne s'agirait donc, en floraison printanière, que d'un certain nombre de rameaux qui se sont comportés d'une manière particulière (fig. 13, 14) et ont ensuite disparu.

On pourrait formuler, à propos de ces floraisons printanières trois hypothèses : 1) des tubercules adventifs (fig. 13, 14) peuvent avoir subi un retard dans la sexualisation de l'extrémité de la tige, retard qu'ils auraient comblé à la faveur d'un hiver clément ; 2) un automne trop froid pourrait avoir provoqué, chez les tubercules normaux, un retard dans l'éclosion florale ; 3) lorsque plusieurs fleurs apparaissent au même bourgeon, l'une d'elles pourrait être retardée aux détriments des autres.

De toute façon et en attendant que des observations complémentaires puissent s'effectuer à l'occasion d'une floraison printanière, nous croyons pouvoir considérer ces fleurs comme *retardées* occasionnellement dans des individus appartenant à l'espèce typique et non comme caractéristiques d'espèces différentes ; nous adoptons ainsi l'opinion de M. DE SELYS LONGCHAMPS.

Nous avons exposé plus haut la manière dont se déroule la succession des étapes végétatives de *C. autumnale* L. et les caractéristiques de sa floraison préfoliaire, qu'elle partage avec un certain nombre de plantes, notamment *Tussilago farfara*, *Jasminum nudifolium* et la plupart des arbres fruitiers et forestiers des régions tempérées.

Nous avons fait ressortir les caractères de la pollinisation entomophile. FOURNIER (17) distingue en plus trois stades d'hétérostylie correspondant à la pollinisation croisée, ainsi que la fermeture de la collerette du périanthe, susceptible de provoquer l'auto-pollinisation.

Aucune description n'a été publiée à ce jour en ce qui concerne les *organes souterrains*. On est d'ailleurs surpris de constater que des auteurs considèrent la partie renflée comme étant un bulbe. Cependant STRASSBURGER (11) a reconnu qu'il s'agit d'un tubercule (Knolle et non Zwiebel), nous avons décrit les particularités de ce tubercule.

Dans son volume (13) M. MOLLIARD, p. 249, cite : « LECLERC DU » SABLON a étudié les modifications qui interviennent dans la

» composition des substances hydrocarbonnées du tubercule de
» Colchique ; il s'agit ici d'un tubercule caulinaire bisannuel
» qui se constitue pendant l'automne, l'hiver et le printemps
» suivant, pour passer à l'état de vie ralentie durant l'été ; c'est
» pendant l'automne suivant, l'hiver et le printemps de la seconde
» année qu'il est utilisé pour la formation des fleurs et des
» fruits ».

Remarquons que l'auteur ne fournit pas de figures, ne dit pas de quelle espèce de Colchique il s'agit ; et que nos observations démontrent que chaque tubercule ne vit qu'un an. D'après ce que nous apprend le texte de M. MOLLIARD et LECLERC DU SABLON, on devrait trouver les tubercules *formés* surmontés de la fleur, or une telle forme ne s'est jamais offerte à nos investigations, la fleur étant *toujours* portée par une tige non tubérisée, elle-même attachée à un tubercule décapité de sa tige fructifère de la même année.

FOURNIER (17) distingue, chez C., deux sortes de racines dont les unes servent, dit-il, par leur contraction, à ramener les nouvelles formations au niveau normal. Nous n'avons constaté, dans les nombreux exemplaires examinés, qu'une sorte de racines à deux âges différents ; nous n'avons pas constaté de contraction des racines ni de l'axe, nous avons, de plus, démontré qu'une telle contraction n'aurait pas sa raison d'être.

DURAND (2) a vu que « chaque *bulbe* parcourt toutes les phases de son existence en un an et que, à mesure qu'il se flétrit, un bourgeon latéral se développe et grossit », mais il n'en précise pas l'emplacement ni la valeur morphologique.

FOURNIER (18) considère l'écaille (n° 3), comme un éperon qui disparaît, dit-il, lorsque le bourgeon a atteint le niveau normal ; cela ne correspond pas avec nos observations. Il n'explique d'ailleurs pas ce qu'il entend par « feuilles sans limbe » et « feuilles normales ».

Les auteurs qui se sont occupés de *Colchicum* ne semblent pas avoir vu que le nombre des gaines n'est que de deux par tubercule ; ce nombre paraît aisément plus important car les vieilles

gainés des tubercules disparus persistent pendant plusieurs années : il faut avoir soin de les enlever avant de commencer les observations.

Quant à la protection contre le froid et qui serait « due à ces gainés », ce fait n'est pas spécial à *C.*, qui, d'ailleurs, est bien mieux protégé par une épaisse couche de terre.

Au sujet de la *ramification*, aucun auteur n'a mentionné qu'elle est sympodique chez *C.* On sait que le sympode est le résultat de la formation d'une fleur ou d'une inflorescence à l'extrémité d'une tige dont le méristème, ainsi sexualisé, termine toute activité après la fructification, la croissance étant continuée par un ou deux bourgeons latéraux ; nous croyons qu'il n'a pas été remarqué jusqu'à présent chez *C. autumnale*, pas plus que la position du bourgeon dans l'aisselle de l'écaille à géotropisme positif. Une reconstitution de la succession des tubercules chez *C.* (fig. 12bis) où ils sont supposés vivre plusieurs années, montre une ressemblance avec le Sceau de Salomon, par ex.

Les auteurs sont unanimes à considérer que la *fructification* se prépare dans le sol à 20 cm de profondeur et durant l'hiver, et que le fruit est porté au-dessus du sol par l'allongement du pédoncule, mais personne n'apporte de documents à propos de la *germination*, de la croissance de la plantule, ni des premiers stades de vie.

Dans sa monographie, FOURNIER (17) signale le fait que « le pollen est souvent stérile et que l'ovule avorte, mais il y a, dit-il, formation d'un embryon adventice (d'après Furnali) comme dans *Funkia*, *Citrus*, *Notoscordon*, phénomène inexplicable ». Cependant plusieurs auteurs considèrent ces embryons anormaux soit comme des cas d'apogamie (18) soit comme le résultat d'une fécondation supplémentaire, avec une synergide ou une antipode. Nous n'avons pas pu vérifier ce fait.

Du mode de formation du tubercule depuis les premiers stades de son enfoncement, il n'en est question nulle part et nous avons signalé l'interprétation erronée qui a été faite de l'écaille n° 3. A ce propos, citons particulièrement ENGLER et PRANTL (7), tome II, vol. 4, 5, 6, p. 29, qui dessinent d'après SCHACHT, la plante à l'époque de la floraison. On y voit le gros tubercule

surmonté de la tige florifère nécrosée, le petit tubercule nouveau est comme suspendu à un prolongement de l'ancien, il est entouré des gaines dont l'auteur ne parle plus à propos du tubercule ancien. Il considère le sac contenant les racines comme étant les racines elles-mêmes et la feuille écailleuse tubérisée comme étant une racine (!) ; le bourgeon florifère n'est d'ailleurs pas à sa place exacte dans cette figure.

Enfin il est remarquable que soit la première fois signalé un géotropisme positif des trois premières feuilles d'une tige à géotropisme négatif.

En ce qui concerne la *colchicine*, rappelons qu'elle imprègne toutes les parties de la plante et qu'elle est un poison très dangereux (elle a valu à la plante le nom de « tue-chien » qu'on lui a donné dans le midi de la France). Cette substance a été signalée dans les flores dès 1884 (4) ; elle a un goût âcre, amer et la plupart des auteurs mettent en garde contre les imprudences provoquées par la cueillette des fleurs.

La colchicine est intéressante non seulement parce qu'elle est un remède contre le rhumatisme, mais aussi et surtout parce qu'elle a donné lieu à de nombreux travaux de cytologie expérimentale. On peut se demander comment il se fait que *C.* lui-même résiste à l'influence de son alcaloïde ; il serait curieux de connaître la réaction des cellules de Colchique à l'influence de la colchicine systématiquement appliquée à ses différents tissus.

Dans son livre résumant les travaux concernant les enzymes, les catalyseurs, DAVID R. (22) s'exprime comme suit p. 183 : « ainsi la formation des divers organes de la plante paraît réglée par des substances à propriétés hormonales... ».

Portons, à ce propos, à nouveau, notre attention sur trois points principaux que nous venons de mettre en évidence :

1) Le mode de vie de *Colchicum* à partir du semis est tel que les phénomènes de sexualisation se réalisent à un rythme très lent, il semble bien, d'après FOURNIER, qu'il faille une vingtaine d'années pour que les fleurs soient formées, de sorte que chaque tubercule, pendant cette période, forme au printemps des feuilles engainantes dont le limbe s'étale à la lumière, et se termine par un bourgeon qui reste végétatif. Ce n'est qu'après une vingtaine

d'années qu'apparaît un tubercule dont le méristème terminal passe de l'état végétatif à l'état sexué ; à partir de ce moment, les tubercules possèdent chaque année cette propriété.

Il serait intéressant de pouvoir connaître les *raisons* de la longue durée de la période végétative dans le développement de C. et les conditions nécessaires à la sexualisation.

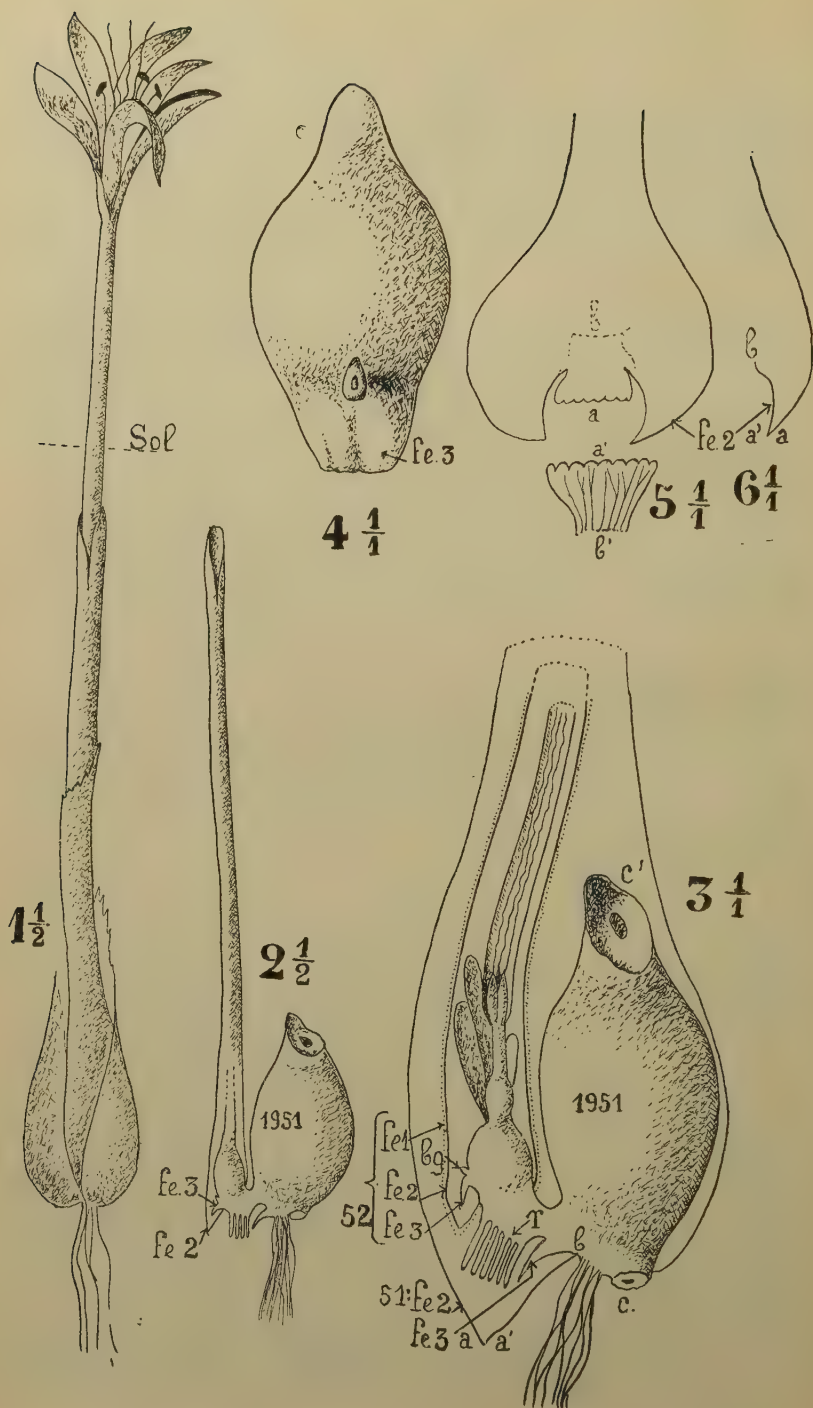
2) En automne, les fleurs de C. sont caractérisées par un allongement considérable du tube de la corolle qui permet au périanthe de s'étaler à l'air libre à une trentaine de cm au-dessus de son niveau d'insertion. Cette élongation extraordinaire des tissus non seulement du tube, mais aussi des filets et des styles ne peut se comprendre que par l'action d'hormones de croissance, telles les auxines. Leur présence devrait être mise en évidence expérimentalement, mais il y a tout lieu de croire qu'elles se présentent dans ces tissus en concentration brusquement augmentée. Ce qui est remarquable, c'est que ce phénomène se produit en automne sur la fleur portée par une tige jeune, non encore tubérisée et ne s'allongeant pas.

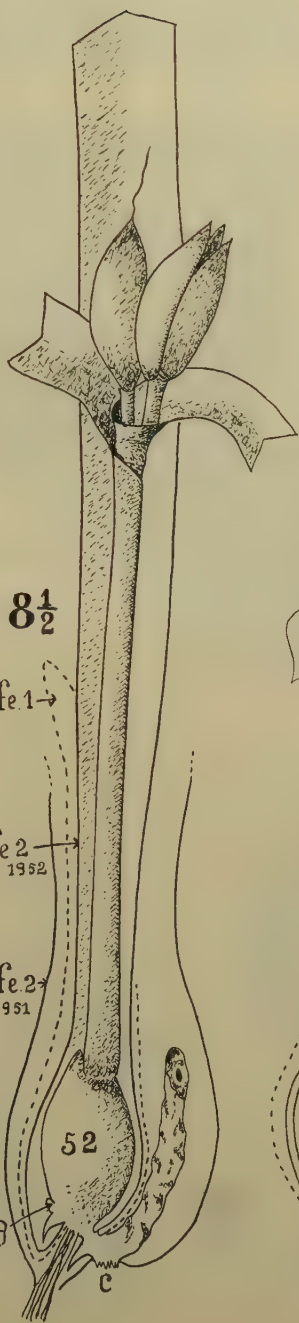
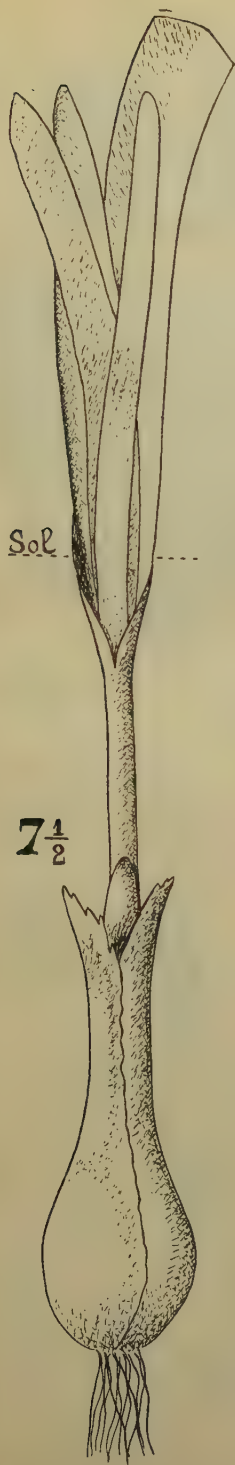
3) Une deuxième poussée de croissance se produit au printemps et intéresse la tige elle-même, porteuse des feuilles et du fruit et dont les trois premiers entre-nœuds, demeurés courts, se tubérisent.

Il ne paraît pas douteux qu'ici encore, un apport d'auxines pourrait déterminer cette croissance printanière comme c'est d'ailleurs le cas fréquent chez beaucoup d'espèces au moment de la floraison et de la fructification. Des dosages d'auxines permettraient de se rendre compte du bien fondé de cette hypothèse.

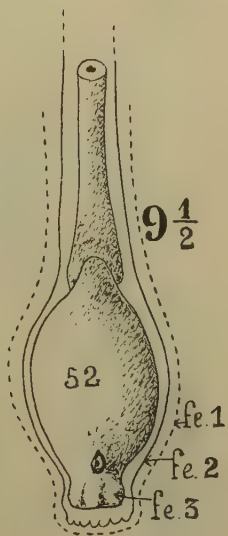
Il faut souvent faire appel à l'hypothèse qui « loin de constituer un obstacle à l'avancement de la science (DAVID, *loc. cit.*), trace au contraire une méthode de travail. Elle ouvre donc toujours la voie à de nouvelles recherches, elle traduit la volonté du chercheur dans la connaissance de la vérité et nous pensons, comme le savant belge LÉON DELARGE, tombé au champ d'honneur en 1940, que « la volonté est pour l'homme, la plus grande force de réalisation qui soit ».

*(Laboratoires de Physiologie et de Morphologie
végétales de l'Université de Liège).*





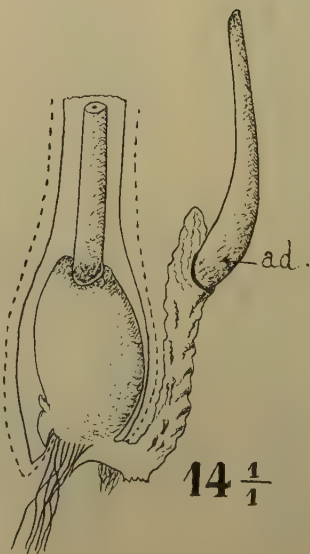
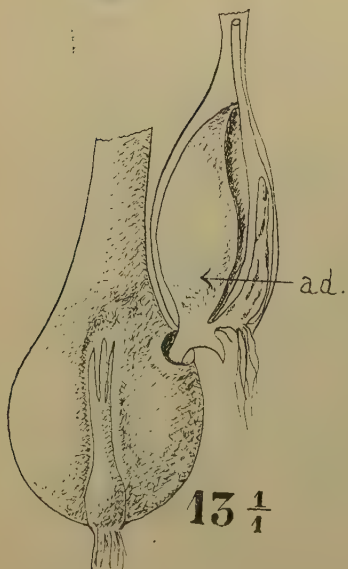
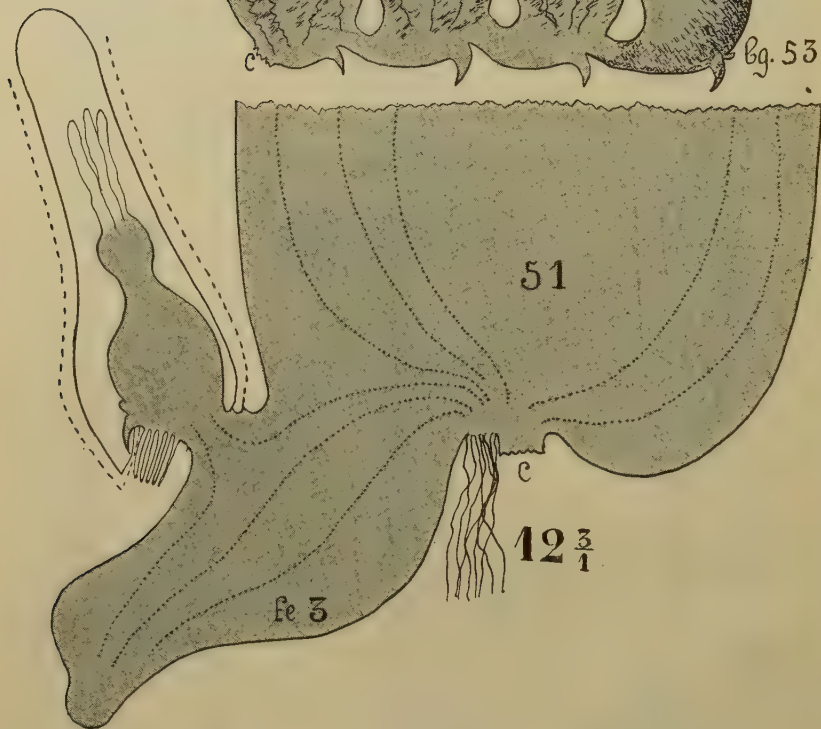
$11\frac{2}{1}$

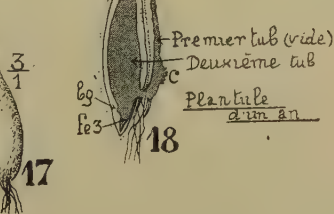
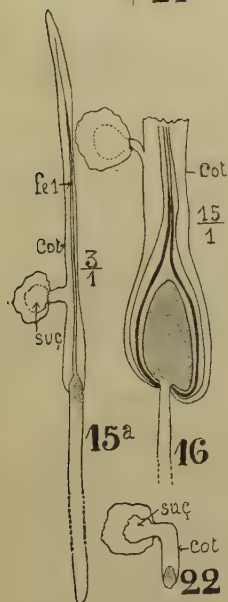
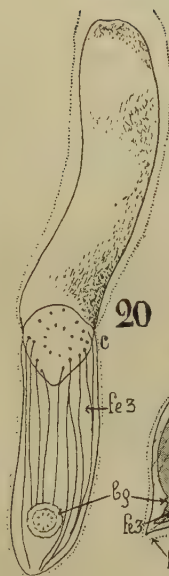
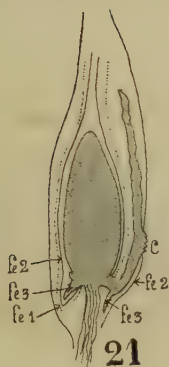


12^{bis}



Fig. 53





Premier tub (vide)
Deuxième tub
Plantule
d'imm an

15a

16

15b

17

18

22

EXPLICATION DES FIGURES.

1. Plante entière prise à l'automne et telle qu'elle se trouve dans le sol.
2. La même dépouillée de ses enveloppes.
3. La même à une plus grande échelle, et montrant l'intérieur avec le point d'attache du rameau florifère, ses gaines, ses jeunes feuilles, l'écaille à géotropisme positif et la place de l'ovaire. Cette figure montre aussi le tubercule de 1951, ses deux cicatrices, la position des racines qui ont traversé les gaines de 1950 (non figurées).
4. Le tubercule vu du côté du bourgeon.
5. Gaine n° 2 montrant sa base en forme de sac.
6. La même en coupe longitudinale.
7. Une plante entière prise au printemps, époque de la fructification, et entourée de ses gaines.
8. Les gaines sont enlevées, le tubercule de 51 est vidé au profit du tubercule de 1952. Le pédoncule s'est allongé, portant les carpelles et les trois feuilles au-dessus du sol.
9. Le tubercule de 1952 vu du côté du bourgeon.
10. Coupe transversale de l'ovaire.
11. Graines.
12. Parcours des faisceaux.
- 12bis. Sympode reconstitué.
- 13 et 14. Tubercules adventifs.
15. Une plantule.
16. Coupe longitudinale d'une jeune plante, la gemmule a formé un tubercule qui présente un bourgeon latéral.
17. et 18. Jeune plante, troisième année, le tubercule de la deuxième année est vidé, celui de la troisième année présente les caractères des tubercules adultes, à l'exception de la fleur.
19. Mode d'enfoncement par allongement de l'écaille par géotropisme positif : c. point d'attache au tubercule précédent ; bg. place du bourgeon.
20. Le même vu par transparence.
21. Plante plus âgée montrant que la périodicité est établie.
22. Premiers stades de germination.

BIBLIOGRAPHIE

Flores.

1. DE CORTE, Flore de France.
2. 1838. DURAND, Index generum phanérogamum.
3. SCHECHTENDAEL, LANGETHAL et ERN SCHENCK, Flora von Deutschland.
4. CRÉPIN, Manuel de la flore de Belgique.
5. 1888. A. DELOGNE, Flore analytique de Belgique.

la biologie de Colchicum autumnale L.

6. 1904. A. ACLOQUE, Flore de la région méditerranéenne de France.
7. ENGLER et PRANTL., Die naturliche pflanzen familien. Leipzig, verlag von Engelmann.
8. 1906 à 1931. G. HAGI, Illustrierte flora v. Mitteleuropa. Munchen, J. J. Lehmanns verlag.
9. 1934. J. GOFFART, Nouveau manuel de la flore de Belgique (revue de F. Crepin).

Morphologie. Anatomie. Physiologie.

10. 1870. GERMAIN-DE-SAINT-PIERRE, Dictionnaire de Botanique.
11. 1902. STRASSBURGER, F. MOLL, H. SCHENCK, W. SCHIMPER, Lehrbuch der Botanique. Jena verlag v. G. Fischer, p. 399.
12. 1905. BONNIER et LECLERC DU SABLON, Cours de Botanique. Paris, librairie générale de l'Enseignement, rue du Dante, 1.
13. 1923. M. MOLLIARD, Nutrition de la plante. Formation des substances ternaires. Encyclopédie scientifique publiée sous la direction du Dr Toulouse. Librairie Octave Doin ; G. Doin, Paris.
14. 1926. A. GRAVIS, Contribution à l'étude du raccourcissement des racines. *Bull. de la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique*.
15. 1930. MARC DE SELYS LONGCHAMPS, Extrait d'un compte rendu du Congrès national des Sciences, p. 603, Bruxelles.
16. 1930. E. FRITSCHÉ, Organographie et éthologie de Tussilago farfara L. *Bull. de la Société royale de Botanique de Belgique*, Tome XLII, fasc. 2.
17. 1936. FOURNIER, Le monde des plantes (revue), n° 218, mars-avril.
18. 1939. E. FRITSCHÉ, Organographie et éthologie de Crocus. *Bull. Soc. royale de Botanique de Belgique*, tome LXXI, fasc. 2.
19. 1943. A. GRAVIS, A. MONOYER, et E. FRITSCHÉ, Observations anatomiques sur les embryons et les plantules. *Lejeunia, revue de Botanique*, Mémoire n° 3, janvier 1943.
20. 1951. PIERRE CHOUARD, Dormances et inhibitions des graines et des bourgeons.
21. 1949. R. BOUILLENNE, M. WALRAND, WENT, Nombreuses publications concernant les hormones ; à propos de la rhizogénèse. *Bull. Soc. royale de Botanique de Belgique*, tomes LXXXIII et suivants.
22. 1952. DAVID, Les hormones végétales. Presses universitaires de France.
23. 1898. A. GRAVIS, Recherches anatomiques et physiologiques sur le Tradescantia virginica L. : Tome LVII des Mémoires couronnés et Mémoires des Savants étrangers, publiés par l'Académie royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique.

Comment nourrir le monde ?

par Mme. BOUILLENNE-WALRAND

Institut de Botanique

Université de Liège

Repris de la brochure "PERSEVERER"

Mars 1955, n° 2 - 4° année.

DANS les pays encore provisoirement pléthoriques comme le nôtre, la question de nourriture ne s'impose guère à l'attention du public que lorsqu'il s'agit d'équilibrer médicalement un régime en calories ou d'analyser une recette culinaire... à moins que l'on ne pénètre plus profondément dans les grands problèmes qui intéressent les productions agricoles et les marchés, dans la complexité de la distribution des vivres, des moyens de transport et des aspects sociaux qui concernent le pouvoir d'achat. (*)

Aussi beaucoup d'entre nous ignorent les données du problème le plus fondamental de notre époque, problème dont l'importance est infiniment plus considérable que l'installation de telle ou telle idéologie politique dans un coin quelconque de la terre, car de sa solution heureuse ou de son échec dépend l'avenir de notre civilisation.

Ce problème, le voici :

La paix et le bonheur du monde dépendent avant tout de l'issue de la course effrénée entre les hordes toujours croissantes de gens affamés et les efforts scientifiques et techniques pour accroître la production de vivres sur la surface limitée de notre planète.

Paix et bonheur et liberté !

Comment imaginer qu'on puisse faire régner paix, liberté, égalité, dans un monde où la moitié au moins des hommes ne mange pas à sa faim ?

Notre indifférence d'homme civilisé (j'ai failli dire notre dédain) pour cette préoccupation, cependant essentielle, a été relevée récemment dans le Bulletin du Comité National belge de la F.A.O. (1953, n° 4, p. 6):

« Quel est le problème qui se pose avec le plus d'acuité au monde » d'aujourd'hui ?

» Il est rare que des gens interrogés pensent spontanément à » l'augmentation de la production alimentaire, mais il est encore plus » rare qu'ils ne soient pas d'accord sur la réponse, une fois leur attention attirée. »

Première nécessité : manger... mais aussi première liberté de l'homme : manger. (A. Wauters).

(*) Conférence donnée le 6 octobre 1954 à la Fédération Belge des Femmes Universitaires (section de Bruxelles) par Mme Bouillenne-Walrand, Présidente Nationale de la Fédération.

Nourrir le monde... Le sujet est vaste en vérité puisqu'il est à l'échelle de la terre. Néanmoins, on peut le découper aisément en un certain nombre de chapitres bien définis : chaque mot du titre comporte une question :

Quel est ce monde à nourrir ?

Quelle est sa nourriture et quel est le disponible ?

Quelle est l'origine de sa nourriture ? De quoi dépend *actuellement* son augmentation ou sa diminution.

J'y ajoute une quatrième question :

Quelles sont les prévisions ?

Voici donc le sujet décomposé en tranches.

Je ne pourrai guère, durant les quelques minutes que votre patience m'accorde, rien faire d'autre qu'effleurer ces questions et essayer de vous en donner un très succinct aperçu.

Quel est ce monde à nourrir

Par ce terme, notre égocentrisme intellectuel ne désigne qu'un être. Nourrir le monde, c'est nourrir l'homme, étant entendu que ce qui vit en dehors de lui, les bêtes ou les plantes, ne sont rien d'autre que des produits comestibles pour nos mâchoires voraces dont le nombre ne cesse d'augmenter.

5000 ans avant Jésus-Christ, il y avait *grosso modo* vingt millions d'hommes.

Au IX^e siècle de notre ère : 200 millions.

Au XVII^e siècle : 540 millions.

Puis, le brusque essor de l'ère industrielle, la vapeur, la mécanisation de l'agriculture, l'électricité ont provoqué une progression vertigineuse de la natalité *puisqu'elle devint et est encore géométrique* dans certaines régions du monde.

En 1952, le recensement a donné, non plus des millions comme au début du XVIII^e siècle, mais des milliards... : deux milliards 600 millions.

En 300 ans, la population du monde a donc quintuplé (1)

Dans cent ans, il y aura plus de cinq milliards de bouches à nourrir. La Russie à elle seule en compte aujourd'hui 200 millions. Pour 1990, elle en aura vraisemblablement 400 millions. Elle fait exactement comme l'Angleterre qui, en un siècle, a aussi doublé sa population. (En 1870, il y avait 26.000.000 d'anglais, aujourd'hui quelque cinquante millions).

Comment se répartit cette énorme population ?

Du point de vue démographique, on peut y voir deux groupes. Le moins nombreux comprend les peuples où natalité et mortalité sont faibles et où le standard de vie est élevé : Europe occidentale,

(1) A titre de comparaison, notons qu'il faudrait 579 ans à la Belgique pour doubler sa population actuelle, étant donné qu'elle s'accroît annuellement de 1.2 ‰

Amérique du Nord, population blanche des Dominions et autres colonies européennes.

Cette population blanche ne s'accroît plus guère et tourne autour (non compris la Russie, bien entendu) de 600 millions d'êtres dont la longévité moyenne est de 50 à 60 ans (Hollande et Nouvelle-Zélande, 65 ans). Cependant, en ces quatre dernières années, la population des Etats-Unis a passé de 150 à 160 millions et les allocations familiales dans notre Europe occidentale font sensiblement remonter le taux actuel des naissances.

2) Les nations où naissances et mortalités sont fortes : Asie, Afrique, Amériques centrale et méridionale et où la durée moyenne de vie est très faible : en Inde par exemple, elle atteint à peine 27 ans. Pourtant, malgré cet effrayant déchet, le taux des naissances, dans cette deuxième catégorie, dépasse à peu près partout celui des décès, sauf dans les régions comme le Kwangsi ou le Honan, (16 millions, 2 fois la Belgique) où la famine est devenue un tel facteur limitant que la natalité y est très faible, la mortalité infantile considérable. Autour de 1950, les populations s'y nourrissaient d'herbes... elles n'étaient guère mieux loties que les animaux sauvages qui se disputent les brins végétaux des déserts sahariens.

Par contre, des régions déjà industrialisées et agricoles comme l'Inde ont entrepris leur poussée démographique. Malgré des crises périodiques de famine, la population de l'Inde augmente de 10 à 15% tous les dix ans, c'est-à-dire de 50 millions tous les dix ans. Un septième de la population du monde, plus de 400 millions d'êtres s'y disputent la vie sur un territoire six fois plus peuplé que les Etats-Unis d'Amérique (160 par km² au lieu de 25 à 26) (2) Cette densité de population n'est guère dépassée que dans quelques régions occidentales : Belgique 300, Angleterre 200, Italie 160, ou d'Extrême-Orient : Java 500. Par contre, la Russie avec ses 200 millions d'habitants actuels représente 8% de la population du monde et occupe 1/6 des terres émergées, soit quelque 20 millions de km².

Le Japon, sur une surface restreinte, abrite plus de 80 millions d'êtres humains et l'excédent des naissances sur les décès dépasse 1.600.000 par an.

En Chine, environ 500 millions (1/2 milliard) vivent sur un pays où, depuis plus de 3.000 ans qu'elle fonctionne, l'agriculture a atteint un étonnant degré de perfection, et pourtant en Chine 100 millions d'hommes sont morts de faim en un siècle. (3)

(2) La population de l'Europe (Russie d'Europe y comprise) est d'environ 600 millions qui vivent sur moins de 8 millions de Km². Mandchourie, Chine, Indochine ± 600 millions également disposent de moins de 5 millions de Km². Inde et Ceylan 400 millions vivent ou plutôt meurent lentement sur 2 millions 600.000 Km². Environ les 2/3 de la population mondiale vivent sur le 1/8 de terres émergées.

(3) On constate donc que la Russie, l'Inde, la Chine et le Japon constituent la moitié de la population du globe !

En Afrique, les populations du Kenya, de l'Uganda, du Tanganyika, ont passé, en vingt ans, de 12 à 20 millions et continuent à s'accroître de 3 à 400.000 têtes par an.

Bref, chaque jour amène au monde 60.000 bouches en plus à nourrir et cela malgré les hécatombes de famine, dont je viens de parler, mais aussi malgré les deux guerres mondiales et les camps de concentration.

D'où vient cette formidable poussée démographique qui menace, comme un vol de sauterelles, la surface de la terre ?

Avant d'entamer cette épineuse question, je voudrais que vous soyez bien convaincues qu'il n'y aura dans mon exposé aucune tendance. Je respecte trop les convictions philosophiques ou religieuses de chacun pour désirer les heurter. J'analyse un problème qui est avant tout biologique et technique ; le sentiment n'y intervient pas.

Le « croissez et multipliez » que l'on retrouve comme un dogme dans beaucoup de religions est avant tout un ordre de l'espèce, qu'il soit instinctif ou raisonné.

Se nourrir et se multiplier sont les deux impératifs communs à chaque espèce vivante, plante, homme ou animal ; il suffit de regarder les milliers de graines qu'un seul arbre peut disperser aux quatre vents du ciel pour se rendre compte de l'authenticité et de l'effectivité de la loi.

Pour l'homme, qui depuis 500.000 ans (plus ou moins) s'est séparé du singe pour devenir intelligent, la limitation dans l'extension a été, comme pour la plante, déterminée par la limitation de l'espace vital, autrement dit par la limitation de la nourriture disponible. Dans les conditions strictement naturelles, seuls les plus forts résistaient et se partageaient la nourriture existante. A cette époque de sauvagerie, il est vrai, l'homme disposait de 5 km² comme espace vital.

L'exemple des lapins importés en Australie est trop classique pour s'y arrêter longtemps. Ils ont trouvé nourriture abondante, pas d'ennemis ni de concurrents, et à moins d'une myxomatose importée systématiquement, ils ne s'arrêteront de pulluler que quand ils auront tout mangé...

Mais l'homme, avec son intelligence, a introduit des facteurs supplémentaires : la parole, qui transmettait aux jeunes lignées l'expérience des parents, le feu, les armes, les outils, la domestication des animaux, la culture, enfin, lui ont permis d'obtenir sur le même espace des rendements de vivres beaucoup plus importants, donc d'entretenir plus d'enfants. Après la parole, l'écriture favorisa l'existence de communautés plus civilisées. Mais, tant que n'a pas été réalisé un certain *niveau de confort*, d'avancement social et intellectuel, seules la famine, les épidémies et les guerres ont contrôlé la limitation des convives.

Cela se passait encore chez nous au moyen-âge. Puis, la révolution agricole et industrielle des 18^e et 19^e siècles a brusquement apporté dans nos pays, un accroissement considérable de matières premières, de même aussi un accroissement extraordinaire de produits fabriqués, qui ont servi d'échange pour l'obtention de produits naturels, alimentaires principalement, arrachés aux continents nouveaux progressivement pénétrés. Il en est résulté une accentuation de la poussée démographique européenne.

Mais, avec le bien-être matériel, le niveau intellectuel des masses a brusquement évolué... et la limitation des naissances est venue d'une autre cause que la famine.

La limitation des naissances préconisée par Condorcet (et non par Malthus comme on le dit généralement), n'a rencontré d'audience dans notre Occident en voie d'expansion démographique, que parce qu'elle s'est adressée à des populations qui avaient commencé à s'instruire, qui jouissaient de certains avantages matériels qu'elles ne désiraient pas disperser dans une descendance trop abondante.

Par contre, dans les pays dits insuffisamment développés, les progrès industriels, agricoles, médicaux apportés par les Blancs ont provoqué une intense poussée démographique, qui a dépassé largement les possibilités d'augmentation des ressources matérielles disponibles sur place et que les Blancs sont incapables d'apporter de l'Europe. Un état de misère impensable pour nous est ainsi maintenu, car le niveau de production agricole, montant en progression arithmétique, n'a pu suivre la progression géométrique du taux des naissances.

Pour que ces hommes atteignent une certaine forme de jugement qui leur permette de discerner ce qui est bien ou ce qui est mal pour le confort et pour l'avenir de la race, il faut qu'ils sortent de cet état semi-animal de malnutrition, d'ignorance et de superstition, où ils sont encore à l'état actuel ; autrement dit, leur niveau de vie les empêche de comprendre qu'augmentation de nourriture doit se traduire par augmentation du bien-être des vivants et non pas par augmentation du nombre de bouches à nourrir. (4)

On pourrait presque dire qu'il y a trois paliers à franchir dans l'ascension de l'homme vers la quiétude matérielle et morale : le premier, l'état de la famine du Honan, famine qui se charge à elle seule d'équilibrer les naissances et les décès ; le deuxième, l'état de malnutrition des Indiens qui ont faim, mais pas suffisamment faim pour que les fonctions reproductrices ne s'accomplissent plus, et le troisième, enfin, l'état de vie, de confort et d'instruction, qui permet aux masses de comprendre la nécessité ou l'utilité du contrôle des naissances.

(4) Or, en Asie par exemple où la population a augmenté de presque 15% en dix ans, la production de vivres a diminué de plus de 10% !

Le Pandit Nehru, dont personne ne discute la haute valeur morale et religieuse, a publiquement déclaré, en 1951, qu'il convenait d'arrêter, par le contrôle des naissances, l'augmentation annuelle de 5 millions d'Indiens.

Mais, avant que les méthodes de *birth control* préconisées aient quelque chance d'être appliquées, il faut d'abord, je crois, que les populations illettrées et misérables par sous-alimentation soient élevées à un autre palier de prospérité et d'instruction que celui où elles végètent actuellement.

Et c'est là la tâche immense à laquelle s'est attaché l'UNESCO : faire reculer les *superstitions* et les *faux principes*, instruire l'homme des faits qui concernent l'*Ecologie humaine*.

Jusqu'à présent, partout où s'est fait sentir l'influence du Blanc, le taux de mortalité a diminué (en deux ans d'occupation américaine au Japon, la mortalité a passé de 16 à 12%).

Dans les pays de l'Union Indienne où nous avons constaté l'influence favorable des blancs sur l'augmentation de la population, l'accroissement des ressources n'a pas suivi la même proportion, l'agriculture locale n'a pu progresser suffisamment pour équilibrer l'augmentation de population et il s'en est suivi que de 1901 à 1951, le total de production agricole (nourriture et matière d'échange) a passé de 600 à 450 livres par tête d'habitant.

De plus, cette énorme progression humaine en Inde a surpeuplé des régions agricoles et a abouti à la naissance d'une classe de travailleurs sans terre (plus de 45.000.000!) (5). Et la conséquence paradoxale de l'action bienfaisante du Blanc a été qu'en diminuant la mortalité sans enseigner le contrôle des naissances, elle a produit et produit encore, chez ces populations, une aggravation de la misère, une détérioration du niveau de vie... et par conséquent, un développement rapide des doctrines révolutionnaires. De récents documents semblent indiquer que l'on a commencé l'application du *birth control* dans certaines régions (Japon, Inde).

Il n'y a pas d'autre issue d'ailleurs, sauf à accepter l'élimination de races entières.

On admet généralement à l'heure actuelle que l'on peut produire assez de nourriture pour supprimer les famines (mais non les sous-alimentations) dans le monde entier si la répartition des vivres était équitablement assurée.

C'est peut-être et provisoirement vrai, mais si la progression géométrique du taux des naissances continue, si par conséquent on restreint de plus en plus les espaces libres, c'est-à-dire cultivables, les hommes seront serrés les uns contre les autres de plus en plus, et dans *deux ou trois générations*, le problème sera encore toujours posé et avec des prévisions bien plus pessimistes car la terre n'est pas

(5) Nature, Juin 26. 1954. Volume 173, page 1218.

extensible et la loi des facteurs limitants jouera dans un monde industrialisé dans ses moindres recoins.

En disant que l'on pourrait faire produire à nos terres cultivables suffisamment de nourriture pour apaiser momentanément la faim du monde, j'ai abordé la deuxième question posée.

II

Que faut-il de nourriture à l'homme d'aujourd'hui pour vivre, travailler, prosperer, et combien a-t-il à sa disposition ?

Je ne vais pas entreprendre le détail des rations soi-disant équilibrées : protéines, graisses, sucres, vitamines, adaptées à tous les âges et toutes les conditions... ils figurent dans tous les traités classiques,

Le fait que je désire souligner est celui-ci :

Un homme normal ne peut travailler et mener ses activités courantes que s'il dispose d'environ 2500 calories. Pour les ouvriers soumis à des durs travaux, il faut davantage : moissonneur 4400, bûcheron 5600, soldat 4000, tailleur 3450, intellectuel 2700. En dessous de 1.800 calories, commence la sous-alimentation.

Or, si l'on distribuait équitablement les aliments produits dans le monde aujourd'hui, chacun aurait à sa disposition environ ces 1800 calories, c'est-à-dire juste assez pour respirer en attendant la ration du lendemain ; évidemment les famines seraient supprimées.

Mais, la réalité est tout autre, vous le savez, parce que la distribution n'est pas équitable. Les $\frac{3}{4}$ de la population mondiale sont sous-alimentés parce que le quart restant, c'est-à-dire nous les Blancs, pouvons nous permettre de manger les $\frac{2}{3}$ de la nourriture produite.

C'est parce que quelque part en Chine la ration énergétique moyenne est de 500 calories par jour (y compris l'herbe que mangent certaines populations), que les Suédois, par exemple, peuvent en absorber 5.000, les Américains plus de 3.000 et si l'on compte en calories initiales (6), plus de 8.000 (870×7). En Chine, il n'y a pas de calories initiales parce qu'il n'y pas moyen d'entretenir du bétail, donc il n'y a guère de viande, en dehors du poisson, du chien et du nid d'hirondelles.

C'est parce que des milliers de populations dites sous-alimentées ne disposent pas de 3 kg. de viande par an et par individu que nous pouvons, nous, consommer en moyenne plus de 70 kg. par an.

On voit donc combien est spécieuse cette affirmation que l'on voit

(6) On appelle calories initiales la valeur énergétique des aliments végétaux nécessaires aux animaux pour la transformation de leur nourriture en viande ou graisse ou lait. Il faut en moyenne 7 calories d'herbe pour produire 1 calorie de nourriture animale.

reproduite si souvent maintenant et qui a tout l'air d'une justification:

Il y a assez de nourriture dans le monde.

Ce qu'il faut dire parce que c'est vrai, c'est :

Pour les deux tiers des hommes, il n'y a pas assez de nourriture. Il importe peu à l'homme qui, en Asie, vit avec le spectre perpétuel de la faim de savoir que la quantité totale de nourriture serait suffisante si on lui en amenait sa part et si son pouvoir d'achat lui permettait de l'acquérir. Pour lui, tout se passe comme si, sur une terre maudite, les dieux l'avaient condamné à un supplice quotidien.

La F.A.O. a établi ce que l'on pourrait appeler un plan décennal dont l'objectif serait de supprimer en 1960 la sous-alimentation dans le monde (tenant compte d'une augmentation démographique annuelle de 20 millions) et de fournir à chaque race sa part de calories.

Il faudrait pour atteindre cela augmenter la production de :

Céréales de	19%
Légumineuses	47%
Matières grasses	15%
Viande	30%
Œufs	39%
Poisson	47%
Lait	33%

Pour Yudkin (6bis), il faudrait encore davantage :

Céréales	50%
Viande	100%
Graisses	125%
Lait	150%
Fruits et légumes	300%

Le rapport de la F.A.O. reconnaît par ailleurs que les difficultés sociales, politiques, administratives rendront extrêmement peu probable la réalisation de cet objectif même si la réalisation technique en était possible.

Pour réaliser techniquement cet objectif, la F.A.O. propose trois moyens qui ne supposent pas de techniques nouvelles :

- 1) réduire le gaspillage et la perte par action des parasites dans les réserves de vivres. (7)
- 2) améliorer les rendements des terres actuellement cultivées.
- 3) ouvrir de nouvelles terres à la culture.

Ceci nous amène à la troisième question :

III

Comment est obtenue la nourriture ?

Question qui paraît banale... C'est pourtant parce qu'il ne l'a pas approfondie que l'homme d'aujourd'hui est placé devant une situation alimentaire si dramatique.

(6bis) Yudkin J. British Réd. Journal I ; 1101 ; 1950

(7) Autrefois 25% des récoltes étaient détruits par les parasites.

La base de l'alimentation des hommes... et aussi des animaux réside essentiellement dans la production agricole ou la pâture. L'agriculture est déjà ancienne sur notre planète. On en situe le début entre 10 et 20.000 ans. La culture des céréales se fit d'abord, dit-on, dans les vallées de l'Asie Centrale et de là s'étendit vers la Chine, l'Egypte les pays des Babyloniens, des Perses, des Indiens.

Les céréales furent le principal artisan des civilisations et les premiers pays exportateurs furent aussi les plus anciennement civilisés : la Chine, l'Egypte (8). Babylone et plus tard les populations méditerranéennes. La charrue fut inventée en Chine 3200 ans avant Jésus-Christ, époque à laquelle remontent les premiers documents écrits ou livres des Kings qui contenaient tous les secrets de la civilisation chinoise. Le Chou-King écrit vers 2200 ans avant Jésus-Christ contient un vaste traité d'agriculture où il est fait mention de cent espèces de grains cultivés : blé, riz, sorgho, pois, fèves, chanvre, coton. (9)

Un proverbe assez sage pour être chinois dit : le blé et la liberté poussent sur la même tige. C'est un peu la même pensée qu'Arthur Wauters, Premier directeur du Comité Belge de la F.A.O. exprimait en 1947 : "Première liberté : manger."

Or, qui dit agriculture, dit sol arable, sol fertile.

Tout le monde a chanté l'hymne à «la terre qui nous nourrit». Quelle est cette terre qui nous nourrit ?

Aujourd'hui, que les termes scientifiques sont d'un usage courant, on parle de *biosphère*... La biosphère, c'est la mince couche atmosphérique qui contient Oxygène, gaz carbonique, Azote, vapeur d'eau, baignant une couche plus ou moins épaisse du sol dit *arable* qui recouvre les roches de l'écorce terrestre. Dans cette couche qui peut être de 20, 30 ou 40 cm., rarement de 3 à 4 mètres, comme dans l'Ukraine ou en Hesbaye, mais qui est tout de même peu importante comparée au diamètre de la terre, se trouvent mêlés aux débris de roches originelles, les déchets et détritiques organiques que l'on appelle généralement «humus», dans lequel fourmillent des milliards de microorganismes, humus qui provient de la désorganisation des êtres morts, particulièrement des végétaux.

(8) Sur la sépulture de plusieurs Pharaons on a pu lire : "Nul n'eut faim sous mon règne". Des documents trouvés dans les ruines de Babylone indiquent que les premiers banquiers agricoles furent les prêtres : "Six boisseaux de blé ont été empruntés à Amat-Schamasch, prêtresse du soleil par Achoumwakas et son épouse Salatoum. L'intérêt de 1/3 sera mesuré lors de la récolte." (Ant. Zischka, du Pain pour 2 milliards d'hommes. Flammarion).

(9) Pizetta, Paris 1893. Histoire des Sciences Naturelles.

C'est d'ailleurs aussi de la même époque que date l'ordonnance religieuse pour les femmes en couches, de boire "l'eau des sources pourries". On sait aujourd'hui que, dans ces sources d'eau chaude, croissent en abondance les *Penicillium*, ce qui veut dire que les Chinois ont utilisé la pénicilline longtemps avant nous !

C'est de cette mince couche de pâte solide patiemment et lentement pétrie par la nature au cours des millénaires que dépend toute vie à la surface de la terre.

On a évalué la durée de formation de cette couche dite arable ; dans les conditions normales, il faut environ mille ans pour faire avec le sous-sol rocheux et les plantes qui s'installent à la surface, une épaisseur de 1 à 3 cm. de terre, ce que les Américains appellent *top soil*. Je parle ici de terre en place, et non des rares couches épaisses de terre fertile qui ne sont pas géologiquement à leur place et qui sont apportées par alluvionnement par exemple ou par le vent.

Lorsque cette pellicule d'ailleurs extraordinairement fragile est disparue, que la roche primitive est à nouveau découverte, alors recommence le lent processus qui a commencé il y a quelques millions d'années, lorsque la vie a apparu sur une terre refroidie, lorsque le passage de la matière inerte à la matière vivante s'est opéré par un mécanisme encore ignoré aujourd'hui, mais qui a permis à des êtres unicellulaires de végéter chichement sur les roches et de constituer leur protoplasme en captant l'ammoniaque issu de la déflagration des éclairs.

Il n'est pas sans intérêt de constater que sur des laves volcaniques actuelles, refroidies, les algues unicellulaires puis les lichens, les mousses, les fougères reproduisent les étapes successives de l'évolution des groupes systématiques, jusqu'aux plantes supérieures peuplant les forêts et les cultures.

Au long des millénaires, des équilibres naturels se sont installés progressivement grâce à la végétation qui *seule* fixe le sol, l'empêche de dévaler les moindres pentes et régularise le régime des eaux. Lorsque l'homme n'était qu'un pauvre être cherchant sa nourriture dans la chasse, la pêche, la récolte des fruits, son action sur les équilibres naturels était nulle. Ceux-ci n'étaient relevables que de leur situation géographique, géologique et météorologique et les vastes forêts qui couvraient le monde en étaient les régulateurs vigilants.

Et la plus grande folie de l'homme, son plus grand crime vis-à-vis de son avenir, a été le gaspillage, la destruction sans mesure de la terre qui porte les plantes seules capables de nous tenir en vie... car lorsqu'on dit la terre qui nous nourrit, c'est une métaphore plaisante... qui n'a son application tragique que dans les territoires à famine, où le ventre gonflé des enfants atteste qu'ils ont avalé le sol nu pour satisfaire leur faim atroce. Ce n'est pas la terre qui nous nourrit. Ce sont les plantes qui, en dernière analyse, sont seules capables, dans l'état actuel de nos progrès scientifiques et techniques, de nous maintenir en vie.

L'homme moderne peut faire de merveilleuses choses, des dangereuses aussi... il peut libérer une énergie presque impensable et avec cette énergie, il accomplira sans doute des prodiges insoupçonnés maintenant de la plupart d'entre nous, mais il ne pourrait pas encore

- aujourd'hui fabriquer ce que font, à température ordinaire et avec une minime dépense d'énergie, les plus banales de nos plantes : des pois, des carottes, des épinards, des haricots, du blé, du riz, du maïs, des pommes de terre.

Si les plantes arrêtaient leur synthèse chlorophyllienne, il n'y aurait plus ni sucre, ni huile, ni viande, ni poisson, ni coton, ni lin, ni caoutchouc, ni papier... autrement dit, toute vie s'arrêterait à la surface de la terre et dans les mers. (10)

Et pour que les plantes ne s'arrêtent pas, pour que la merveilleuse usine qu'est la cellule chlorophyllienne continue à faire du sucre avec de l'eau, du gaz carbonique et quelques sels minéraux, il faut laisser en place le sol arable, il ne faut pas y construire des huttes ou des buildings, il ne faut pas surtout envoyer la terre au fond des océans, ou la réduire en poussière. Or, depuis 10 ou 20 siècles qu'il est devenu agriculteur, l'homme n'a cessé de détruire la terre... lentement d'abord, au rythme de ses nécessités, puis de plus en plus rapidement, au fur et à mesure de son évolution technique.

Aux 18^e et 19^e siècles, les techniques agricoles nouvelles, les outillages nouveaux, les engrais, les transports rapides ont ouvert aux contrées dites industrielles ou capitalistes de l'Occident, non seulement la production agricole de l'Europe, mais aussi et surtout la production des terres riches, nouvellement mises en exploitation d'Amérique, d'Afrique, d'Australie.

Mais, plus l'agriculture évolue, plus la structure et les propriétés du sol sont menacées.

L'homme n'a pas, comme on le dit couramment, domestiqué la nature, car domestiquer signifie tout de même conservation, sélection.. au contraire, il a exploité la terre : il en a exploité les richesses minières... quand une mine est vidée, on en cherche une autre. Il en a exploité les forêts et les humus. Quand une terre est devenue incultivable, il l'abandonne et cherche d'autres terres de culture. Mais la surface du globe est limitée :

A l'heure actuelle, il reste environ 1 milliard 600 millions d'hectares de terres cultivables, moins d'une hectare par homme. C'est là la prévision la plus optimiste qui suppose que toutes les conditions climatiques sont favorables : température, humidité, ensoleillement, etc. D'après W. Vogt, il ne resterait guère plus d'un milliard d'hectares. (10bis).

La destruction des sols commencée il y a 15 siècles a suivi partout la même évolution : dégradation du tapis végétal, dénudation du sol, destruction des régimes pluviométriques et hydrographiques, disparition des nappes aquifères, disparition de la matière organique prise (10) Ray. Bouillenne - Ne compromettons pas les équilibres naturels. Vinche-Verviers 1944 (2^e Edition).

(10bis) La surface de la terre est d'environ 500 millions de Km² dont 373 millions sont occupés par les Océans. De la surface des terres émergées, environ 130 millions de Km², la moitié seulement est habitable.

au sol sous forme d'azote par les récoltes et exportées sans restitution, lessivage des couches superficielles exposées aux pluies, érosion.

Erosion du sol

En quoi consiste donc ce cataclysme qu'on appelle érosion, qui amène sécheresse ou inondations, qui balaye la terre sur des continents entiers et qui, bien longtemps avant la libération des forces destructrices de l'atome, a fait de l'homme un malfaiteur à l'échelle cosmique ?

L'érosion est, avant tout, un phénomène géologique et météorologique.

L'eau, le vent, les glaciers, ou la chaleur torride désagrègent la surface nue des roches terrestres, la rabotent, la liment, creusent des vallées, en remplissent d'autres en y charriant des pierres, des roches, du sable, de l'argile, du limon.

Lorsque l'homme eut commencé à tailler dans les forêts des espaces à cultiver, à pâturer, même très lentement et avec des moyens mécaniques extrêmement précaires, il a favorisé l'érosion.

Dans nos pays d'Europe, l'introduction de la pratique agricole a été faite vraisemblablement par les régions méditerranéennes à partir de l'Asie Centrale ou de l'Arabie, où déjà de brillantes civilisations s'étaient éteintes sur des terres devenues de terribles déserts.

Partout où il s'est installé, l'homme a taillé dans le domaine forestier des clairières de plus en plus vastes pour planter, bâtir, chauffer, plus tard encore pour écrire. Toutes les activités de l'homme ont été ennemies des forêts. Et il ne faudrait pas croire que la découverte de son influence sur les phénomènes de stérilisation du sol est toute récente. (11)

Platon a donné des comptes rendus techniques singulièrement précis des déforestations suivies de l'érosion des montagnes de l'Attique qui détruisit les fermes du bas pays et obligea les Grecs à devenir marins et marchands.

Et un très vieux proverbe arabe dit : La forêt précède l'homme, le désert le suit.

Longtemps avant nous, les Egyptiens, les Mèdes, les Perses et les Chinois ont subi l'irréparable dommage de l'érosion, du vieillissement des sols, de la disparition des nappes aquifères, du dérèglement des bassins hydrographiques qu'ils avaient cru pouvoir asservir à leurs besoins.

Les quelque 30 mètres de sable et de poussière qui recouvrent les ruines de Babylone, d'Ur, de Palmyre, de ce qui fut autrefois le Jar-

(11) Vers 1850 on a constaté en Europe l'influence désastreuse de l'extension des surfaces cultivées sur les équilibres naturels et des "Départements d'Eaux et Forêts" furent créés.

din de Bérénice, ont, sans nul doute, la même origine anthropique que les dunes sableuses que le vent charrie à travers les plaines du Texas.. seulement l'Amérique a été beaucoup plus rapide dans son génie destructeur, car l'Amérique, en moins de 200 ans, a provoqué avec une ampleur formidable la succession des dévastations de l'homme qui, aux temps anciens, ont amené la stérilisation des territoires jadis prospères des Mèdes, des Perses, des Chinois, et des Romains et le drame américain vaut qu'on s'y arrête quelques instants.

La ruée des colons venus de l'est américain vers le centre, puis vers l'Ouest a taillé dans ce splendide continent couvert de belles forêts et de plaines fertiles, des champs sans fin qui produisaient d'admirables récoltes ou de riches pâturages. Mais les Américains, comme les Chinois, ont détérioré leur capital le plus précieux : le sol.

Tous les équilibres biologiques entre terre, eaux, forêts ont été rompus. Si bien que le *Soil conservation Service*, en 1933, a constaté que l'érosion avait déjà atteint plus de la moitié du sol cultivé des Etats-Unis, et irréversiblement (soit 40 millions d'hectares) pour le quart de cette dernière. (12)

Cette érosion charrie, chaque année, à la mer, par l'intermédiaire d'un réseau hydrographique bouleversé, plus de trois milliards de tonnes de sol arable, c'est-à-dire de quoi charger un train de marchandises qui ferait 18 fois le tour de la terre à l'Equateur.

Avec l'érosion du sol et les perturbations dans le régime hydrographique, la disparition des nappes aquifères superficielles accessibles aux plantes est une autre cause importante de stérilisation (qui a joué très vraisemblablement dans le Sahara, autrefois porteur de forêts et parcouru par des fleuves à débit constant).

Un exemple actuel frappant nous en est fourni par les grands vergers de Californie installés sur une terre fertile mais à régime pluviométrique faible.

En 1930, on y voyait fonctionner des milliers d'aéro-pompes qui amenaient l'eau d'une nappe aquifère facilement accessible à une dizaine de mètres de la surface du sol.

En 1938, la nappe aquifère était à 20 m. et, en 1946, à 60 m. Alors, les eaux du Colorado ont momentanément sauvé la situation ; les Américains ont annexé le fleuve et l'ont fait venir par des km. de pipe-line pour irriguer leurs champs et leurs vergers.

Mais un autre désastre est apparu bientôt : les eaux du Colorado sont salées. En s'évaporant sur les vergers californiens, elles déposent en surface une croûte de sels minéraux (dont le sodium, toxique pour les végétaux), sels minéraux qui ont fait monter en certains endroits la pression osmotique du sol jusqu'à 47 atmosphères. Aucune croissance n'est possible à cette pression osmotique, c'est-à-dire qu'aucune plante ne peut pomper l'eau d'un sol qui la retient avec une force équivalente à 47 atmosphères.

(12) Aux Etats-Unis, 500 hectares de terres fertiles disparaissent chaque jour.

Certaines terres désertiques retiennent l'eau avec une capacité de 200 atmosphères.

Alors les Américains ont créé le U. S. Régional Salinity Laboratory dont le but est d'étudier les moyens de parer à cette stérilisation, due à l'irrigation d'un sol primitivement et récemment encore fertile, conséquence imprévisible d'une solution incomplète du problème, mettant en évidence que tout se tient dans la nature et que le plus grand danger se trouve dans la rupture d'équilibres millénaires.

Les fleuves américains et notamment le Mississipi, tout comme le fleuve Jaune, se remplissent de silt (pierres, gravier, sable) charrié par les eaux qui élèvent progressivement le niveau de leur lit.

Tout comme le Yang-Tsé qui après des millénaires d'érosion de ses sols de loess si riches, roule ses eaux beaucoup plus haut que les plaines environnantes, le Mississipi rapidement se comble et les ingénieurs américains, comme les chinois, essaient de maintenir les eaux par des digues de plus en plus hautes et qui s'écroulent de temps en temps sous la ruée des torrents.

Créé en 1933, le Soil Erosion Service resta d'abord un service d'information, sans autorité pour prendre des mesures. Mais la conscience publique américaine comprit l'immensité du désastre qui la menaçait lorsqu'en 1935, un terrible ouragan de poussière souleva la terre des champs dénudés, rongés et brûlés de soleil du Texas, Kansas, Oklahoma, l'envoya à travers les deux tiers du Continent américain obscurcir le ciel de New-York et de Washington... jusqu'à des centaines de km dans l'Océan Atlantique.

Sous la pression de l'opinion publique en 1935, une décision du Congrès Américain établit le "Soil Erosion Service" comme un Département d'Etat, muni du mandat impératif de *conserver le sol de la nation*.

Malgré les efforts de ce Département, malgré des réussites spectaculaires, comme celle de la Tennessey Valley (T.V.A.), l'érosion y continue ses ravages.

Chaque année, plus de 200.000 hectares viennent s'ajouter aux millions d'hectares qu'un siècle environ de cultures intensives, de pâturages exagérés et de dévastations forestières ont rendu improductifs.

Un autre facteur d'appauvrissement moins important mais néanmoins non négligeable est celui de l'exportation même des matières fertilisantes du sol, enlevées par les récoltes sans restitution à la terre.

D'une récente étude pédologique (13) faite en Amérique résulte cette conclusion :

» Durant 70 années de cultures intensives, les sols argileux des
» Blackland du Texas ont perdu 50% et plus de la matière organique
» azotée superficielle du sol.

(13) Soil Science 77, 377-388, 1953-1954.

» Par contre, sous la prairie naturelle : "native grass", pendant vingt ans, il s'est construit annuellement une réserve azotée de 30 livres/acre (80 livres/hectare).»

Ainsi l'Amérique qui a nourri non seulement sa population, mais aussi des millions de non-Américains (en blé, maïs, viande, etc.), en réalité a vendu sa terre.

Avec son pragmatisme de nation jeune et active, elle a réagi vigoureusement ; elle a enseigné et fait mettre en pratique des méthodes de conservation du sol qui donnent déjà des résultats tangibles et se traduisent par une augmentation progressive des rendements allant de 20 à 50% (pour le bétail), mais elle est encore loin d'avoir gagné la course et Hugh H. Bennet, Chef du Soil Conservation Service du Département d'Agriculture lançait, il n'y a guère, un cri angoissé : «We are not working fast enough», nous ne travaillons pas assez vite.

Le cri d'alarme avait pourtant été lancé très tôt aux Etats-Unis par des hommes de science, des naturalistes. Mais, au début, ils furent considérés comme des trouble-fête. Ebloui par la richesse que lui apportait le nouvel âge de la machine, l'homme se croyait tout puissant ; des livres d'avertissement comme ceux de Powell (14), de Georges P. Marsh (15) : *Land of the arid region* et *Man and Nature* et de N.S. Shaker (16) : *Man and the Earth*, ne rencontrèrent qu'une méprisante indifférence. On y pouvait déjà lire pourtant des prévisions comme celles-ci : «Notre peuple sera contraint de cultiver des terres de seconde qualité.»

Bien plus, les arbres étaient considérés comme des choses encombrantes qu'il fallait enlever et brûler... un peu comme des ennemis qui retardaient la conquête et l'exploitation du sol et partant les bénéfiques!

Un homme politique, pourtant, comprit l'absolue nécessité de retirer du domaine public des réserves forestières considérables : Théodore Roosevelt (1901-1909) réussit à faire appliquer par le Congrès un acte (The Forest Reserve Act de 1891) qui permettait de soustraire à l'exploitation privée des espaces assez considérables du territoire des Etats-Unis comme réserve forestière. Il fit ainsi réserver plus de 60 millions d'hectares, c'est-à-dire à peu près tout ce qui restait du domaine forestier non encore mis sous propriété privée ; cette mesure, qui n'était pourtant rien moins que la pierre de salut des réserves forestières américaines, fut en butte à d'âpres et violentes critiques.

Dans les pays tropicaux, où la cadence des événements géologiques et météorologiques est beaucoup plus rapide, le bilan du désastre est évidemment plus sérieux encore. Il n'a même pas fallu un siècle à l'homme pour conquérir un continent comme l'Afrique et le

(14) M.P.W. Powell, «Lands of Arid region», 1879.

(15) Georges P. Marsh, «Man and Nature», New-York, 1884.

(16) N.S. Shaker, «Man and the Earth», 1891.

transformer déjà en grande partie en désert ; là aussi il a, sans penser à les replanter, coupé, brûlé sans discernement des forêts précieuses ; l'ampleur de son vandalisme a fait disparaître de la forêt africaine des espèces d'arbres... qu'on ne réinventera pas, cela se conçoit, et qui auraient pu nous être aussi utiles que le caoutchouc et le café.

On a l'habitude de considérer l'Afrique comme un vaste ensemble forestier central bordé au Nord et au Sud par des déserts terribles : le Sahara, le Kalahari. Or, la forêt africaine recule avec une rapidité angoissante et les déserts avancent d'autant. Pour éviter de froisser des susceptibilités nationales, je vais d'abord citer des exemples tirés des possessions françaises : (Revue coloniale de novembre 1954) :

Des données toutes récentes puisqu'elles datent de 1954, établissent que la grande forêt primitive de l'Afrique occidentale française a été la proie de deux assaillants aussi féroces l'un que l'autre : d'abord les exploitants forestiers à la recherche de beaux bois exotiques ; ensuite, les brûleurs de forêts à la conquête de nouvelles terres de cultures intensives pour l'exportation ou de pâtures.

On a pu établir le bilan de cette double dévastation : en quelques dizaines d'années et surtout depuis que les bulldozers et autres monstres mécaniques peuvent arracher en quelques heures des pans entiers de forêt primitive : arbustes, lianes, épiphytes, pour avoir quelquefois un seul arbre, la forêt de l'Afrique occidentale française a reculé de 200 km. vers l'Equateur, c'est-à-dire que la savane et le désert ont progressé !

18 millions d'hectares de forêts ont ainsi disparu, hectares de terres où le sol dégarni a été soumis à l'érosion, au ruissellement, au feu qui détruit les humus fertiles. On a évalué rien que pour ces territoires d'Afrique occidentale française que la perte en matières fertilisantes était de 500 millions de tonnes.

Au Maroc seulement, depuis l'Antiquité romaine, cinq millions d'hectares de forêts ont disparu. (17)

Au Sud de l'Equateur, le Kalahari se dessèche, progresse chaque année et l'issue qu'il faut craindre est que les deux déserts, celui du Nord et celui du Sud se rejoignent, et c'est pourquoi les pédologues américains appellent l'Afrique "la terre qui meurt".

Au Congo, dans un seul district à coton, les agronomes ont établi que pour une période de 6 ans, 30.000 km² de sol ont été stérilisés. Les mono-cultures de coton, maïs, arachides effectuées sur de grands territoires déforestés après incendies causent des dommages extraordinaires ; d'abord l'incendie de la forêt détruit non seulement la litière organique superficielle mais aussi toute la microflore du sol dont une bonne partie vit en symbiose avec les arbres eux-mêmes (ce phénomène biologique connu sous le nom de mycorrhize est une sorte

(17) Rapport du Comte de Felcourt à l'Académie des Sciences Coloniales ; janvier 1953, Paris.

d'alliance à double bénéfice entre certains microorganismes vivant dans les racines et l'arbre lui-même). Or la microflore d'un sol sain représente une masse de 12 tonnes et demi par hectare sur 30 cm de profondeur !

Après l'incendie, les organismes mycorrhiziens sont remplacés par une autre microflore banale qui n'a aucune action bienfaisante pour la reconstitution de la forêt, après abandon des champs cultivés.

Ensuite, ces cultures industrielles même en période végétative ne couvrent pas bien le sol qui subit ainsi toute l'année les altérations profondes d'érosion, lessivage, insolation ou dessication. Or, les terres tropicales jouissent d'un équilibre extrêmement fragile : la température moyenne du sol y est de 20° à 24°. Au-delà de 25° la matière azotée du sol s'évapore sous forme d'ammoniaque dans l'air ambiant.

On pourrait ainsi continuer une longue liste de dégradations des sols dans les monocultures à grande échelle... pour l'exportation.

Le drame est joué à Madagascar : en 60 ans, l'étendue forestière est passée de 23 millions d'hectares à 1 million et demi.

Bref des spécialistes dans l'étude des sols ont établi que des 1.600 millions d'hectares de terres cultivables dans le monde, un minimum de 8 millions d'hectares (soit 1/2%) disparaissent annuellement.

Il faut ajouter que deux guerres mondiales ont singulièrement accéléré partout le processus de destruction des sols : il fallait produire à n'importe *quel prix*, nourriture et matières premières végétales et, ce prix, c'est l'abandon des mesures même élémentaires de protection, de sorte que les guerres, en plus de toutes les détresses qu'elles ont amenées, ont aidé la nature à se venger de l'imprudence des hommes et *c'est là sans doute leur grande nuisance*.

L'homme d'aujourd'hui connaît l'ampleur de la menace qui pèse sur sa descendance et l'urgence du problème qu'il lui faut absolument résoudre : arrêter la dégradation du tapis végétal et l'érosion partout à la surface de la terre.

Dans tous les pays, métropoles ou colonies, des Départements munis de pouvoirs étendus étudient ou appliquent les moyens d'arrêter la stérilisation complète des terres du globe. Mais, nous l'avons vu précédemment, les processus de reconstitution des sols sont extrêmement lents et le rétablissement d'équilibres naturels visant à la reconstitution des sols fertiles est un problème extrêmement ardu qui fait intervenir de très nombreux facteurs... problème que nous n'avons pas le temps d'approfondir ici et qui peut rencontrer bien des obstacles !

Je ne citerai qu'un exemple :

On parle beaucoup aujourd'hui de récupération des déserts par irrigation artificielle (création en six ans d'oasis nouvelles sur 300 km² de Sahara qui compte 8 millions de km² (1/4 des déserts totaux)). Pour réussir cette opération, il faut éviter des écueils et des dangers aussi graves que ceux qui ont assailli les vergers californiens soumis à l'irrigation du Colorado : en irrigant des terres nues, on peut les

lessiver, c'est-à-dire en enlever toutes les matières solubles et aboutir à leur stérilisation définitive, mais on risque aussi de favoriser la pullulation de sauterelles (18) nées sur les zones arides après les pluies... ou l'irrigation et qui s'en vont dévorer les régions voisines bien au-delà de la zone aride.

Et l'homme d'aujourd'hui n'a pas le temps d'attendre que les terres dévastées soient restaurées ; peut-être les trop lentes réappropriations qu'il envisage pourront-elles profiter à sa descendance.

Aujourd'hui les bouches sont là, toujours plus nombreuses à nourrir : 60.000 en plus chaque jour.

Comme autrefois ses ancêtres, il doit abandonner les terres ruinées, mettre en culture rationnellement ce qui reste de terres vierges.

IV.

Prévisions

Certes, les merveilleuses inventions de la mécanique moderne, les découvertes en sciences biologiques ont permis de faire rendre à certaines terres à peu près le maximum de récolte, tout en diminuant la somme de travail humain. En France, par exemple, la récolte de froment a passé en cent ans de 40 à 90 millions de quintaux. Le maïs hybride que l'on cultive partout maintenant et dont l'inventeur, le Professeur SHULL, vient de mourir à Princeton a donné un accroissement de rendement de 50%.

L'utilisation des hormones végétales naturelles ou synthétiques révolutionne entièrement l'agriculture moderne et permettra, dans un assez bref délai, d'obtenir deux récoltes là, où précédemment on n'en pouvait faire qu'une.

Par des traitements physiques et chimiques, l'homme en est arrivé à modeler en quelque sorte le contenu de la plante : augmentation de protéines ou de graisses... ou de sucre.

On a produit des races de blé qui acceptent les plaines froides de la Sibérie.

On obtient maintenant des fruits sans pépins (tomates, raisins) beaucoup plus abondants qu'autrefois.

Les insecticides nouveaux ont permis de réduire considérablement les pertes de récoltes dues à des parasites, surtout dans les régions tropicales.

Cependant, malgré le prodigieux essor de l'agriculture moderne, il est douteux que, durant le demi-siècle qui vient, ces procédés que j'appellerai classiques puissent suffire à assurer vivres et matières premières à tous les hommes.

De l'analyse des documents préparés pour la Conférence qui se tient à Rome sur la population du monde, documents édités, en date du 26 avril 1954, par le Political and Economical Planning, il ressort

(18) Roger HEIM. Destruction et Protection de la Nature. Librairie Armand Collin, Paris.

» que l'on n'a aucun argument sérieux pour assurer qu'il y a un ex-
» cédent de terre cultivable suffisant en étendue et en qualité et ca-
» pable d'une mise en valeur assez rapide pour apporter une contri-
» bution valable à la tâche urgente de nourrir l'accroissement jour-
» nalier de population du globe.»

Pour tempérer cette note de réalisme plutôt réfrigérante, il y est admis "que des méthodes entièrement nouvelles pourront être découvertes à la suite de recherches biochimiques, microbiologiques ou photochimiques qui offriront une importante contribution à la production de plus de nourriture sans pressurer les ressources limitées de l'agriculture conventionnelle !" (19)

Quelles sont ces méthodes ou plutôt ces procédés envisagés en termes si prudents par le P.E.P. du Royaume-Uni ?

Certains sont encore à l'état hypothétique, comme celui de l'utilisation des forces nucléaires pour faire fondre la calotte de glace des régions polaires et récupérer ainsi des espaces habitables. On pourra (on l'a déjà fait, Rio de Janeiro 1923) faire sauter des montagnes qui gênent les hommes.

L'âge atomique qui débute permettra de distribuer une énergie colossale qui remplacera charbon, pétrole, électricité et qui sera utilisée certainement à produire davantage de confort.

La chimie pure n'a pas encore réalisé la synthèse de corps semblables à ceux que les plantes fabriquent à température ordinaire pour nous nourrir, nous et les animaux que nous mangeons, mais elle a déjà remplacé une grande quantité de matières d'origine végétale par des produits synthétiques, colorants, médicaments, résines, plastiques, caoutchouc, textiles, détergents.

Il n'est donc pas interdit de penser que l'on réussira un jour, au laboratoire, la synthèse d'aliments vrais, sucres, protéines, graisses, etc...

L'énergie solaire reçue sur la terre (50.000.000 Kg calories par hectare et par jour) sera de diverses matières utilisée pour les besoins de l'homme. On envisage déjà de l'utiliser notamment pour la production de chaleur dans les pays où il n'y a pas de source permanente d'énergie, comme l'Inde : on concentre le rayonnement solaire dans des miroirs... solution d'ailleurs très coûteuse pour des buts utilitaires simples, comme de pomper de l'eau ou de la chauffer.

Ensuite, on sait, que de l'énergie solaire qui atteint le sol, moins de 0,1% est utilisé par les plantes dites agricoles pour leurs synthèses phytochimiques.

On expérimente pour le moment et sur une très grande échelle la culture d'une algue, *Chlorella pyrenoidosa*. Celle-ci utilise 2% de l'énergie solaire qui atteint la surface, premier bénéfice.

Elle vit sur l'eau, 2^{me} avantage et non des moindres puisqu'elle n'exige pas de sol arable ; 3^{me} avantage, elle travaille avec une rapi-

dité étonnante ; alors qu'une hectare de Soja dans les meilleures conditions agricoles donne 1 tonne 1/2 de rendement d'huile à l'hectare par an, *Chlorella* pendant la même période environ, fournit à l'hectare d'eau un rendement de 100 tonnes de matières sèche, dont 50 tonnes de protéines, 7 tonnes de graisses utilisables directement soit par l'homme, soit par l'animal.

Et il se fait que cette poudre sèche et très nourrissante (un peu comme la poudre de levure qui servait de viande pendant la guerre) n'a pas, paraît-il, mauvais goût.

Cela ne plairait certainement pas à nos palais... mais cela empêchera des enfants de mourir de faim à la porte de leurs huttes... et cela nourrira aussi du bétail ou fournira des matières premières. De grandes usines pilotes sont en voie d'édification au Sahara. On les utilise déjà au Japon qui, d'ailleurs, depuis longtemps exploite les mers pour la nourriture : il existe au large de la Corée une petite île montagneuse, peu fertile où la seule industrie est la récolte d'algues vivant sur les fonds marins. Les algues sont séchées et expédiées de la capitale Saishou dans toute l'Asie et consommées comme légumes ou en potage extrêmement nourrissant. (20)

L'agar-agar récolté des algues du Pacifique, est exporté par milliers de tonnes chaque année. Les Esquimaux utilisent des algues fermentées des mers arctiques comme nourriture et les Scandinaves comme nourriture pour les animaux.

Et depuis plus de trois siècles, les riverains des côtes bretonnes récoltent (récoltaient car il n'en existe presque plus) plus de 1.000 tonnes par an d'une plante *Zostera rassa* qui constitue une excellente nourriture.

De même aussi exploite-t-on depuis longtemps les prairies de Varech qui fournissent soude, iode, engrais, etc...

Et ainsi l'homme moderne qui a dilapidé le capital (productif entre tous) de la terre arable s'est tourné vers les océans dont il prospecte la richesse en organismes végétaux ou plancton : certaines parties de mers (mers Sargasses par exemple) contiennent par hectare d'eau 40 tonnes de plancton sur 1 m. de profondeur et cela jusqu'à de grandes profondeurs.

Cette énorme réserve de nourriture sera de plus en plus exploitée.

A plus ou moins brève échéance, l'homme va se tourner vers les eaux douces ou salées. Après avoir exploité les sols, il exploitera d'une manière plus complète l'eau des océans.

Des algues, des plantes marines seront cultivées sur l'eau de mer ; il y aura des fermes aquatiques, à côté des fermes terrestres ; de même, il y aura en très grand nombre des pêcheries qui seront de véritables ranches où on élèvera le poisson comme les veaux dans les pâtures terrestres. Ces prévisions peuvent paraître aujourd'hui assez

(20) ZISCHKA, loc. cit.

ahurissantes, pourtant leur réalisation suscitera moins d'étonnement que l'inauguration du 1er chemin de fer.

* *

Au terme de ce bref exposé, nous pouvons résumer les moyens que l'homme d'aujourd'hui *doit* exploiter s'il veut survivre :

1) Arrêter son expansion démographique et respecter le vieil adage chinois : deux tigres ne peuvent vivre sur la même colline.

2) Arrêter la dégradation du tapis végétal et la destruction des sols arables ; essayer de reconstituer ce qui est encore récupérable.

3) Répandre le plus rapidement possible les techniques rationnelles de l'agriculture moderne qui, tout en gardant la terre, fournissent un rendement maximum.

4) Utiliser de nouveaux moyens de production de nourriture que la science moderne biologique, biochimique et peut-être atomique mettra à sa disposition.

Je serai très heureuse si j'ai réussi à éveiller votre curiosité sur ces diversés perspectives de notre avenir et je souhaiterais voir figurer dans vos Bibliothèques quelques très bons et courageux livres qui ont paru au cours de ces dernières années :

Terre incendiée de *Kuhnholz-Lordat*, Nîmes ; 1938.

La Planète au Pillage de *Fairfield Osborn*, Paris, Payot ; 1949.

Afrique, Terre qui meurt, de *J.P. Harroy*, Bruxelles ; 1944.

Ne compromettons pas les équilibres naturels, de *R. Bouillenne*, Vinche, Verviers ; 1944, repris d'une étude publiée dans les Travaux du Centre d'études des Eaux ; Vaillant Carmanne, Liège 1943.

The Road to Survival, de *W. Vögt*, New-York ; 1948.

Food or Famine, de *W. Shepard*, New-York ; 1947.

Elements of Soil Conservation, de *Hugh H. Bennett*, New-York ; 1947.

Les dernières chances de l'homme, de *B. Russel*, Paris, Horay ; 1952.

Leur auteurs ont bravé la colère, le scandale, le mépris, les sanctions, le ridicule pour parler un langage neuf, très dur, très réaliste, débarrassé de tout fumeux optimisme et de confiance irréfléchie... mais, ils ont définitivement déchiré le rideau de fausse sécurité qui abritait l'homme du 20^{me} siècle... témoin, le Comte B. RUSSEL, Professeur à l'Université d'Oxford qui, en 1922, fut destitué de sa chaire, emprisonné de longs mois, pour avoir heurté par ses écrits les principes du "bien pensé" en usage à cette époque.

Mais, en 1950, Sir Bertrand RUSSEL a obtenu le PRIX NOBEL de la Paix.

M. BOUILLENNE,

Institut de Botanique.

Université de Liège.

6-10-1954.

La botanique et les carrières coloniales

Avant 1927, le Congo belge n'avait pas fait l'objet des préoccupations directes du personnel scientifique de l'Institut et du Jardin Botanique de l'Université de Liège. Cependant, l'intérêt de ce Département pour les végétations équatoriales n'avait cessé de se manifester depuis de nombreuses années.

Il faut remonter à 1837 pour trouver les premières publications importantes dans le domaine de l'étude des végétaux vivant sous les tropiques.

Le professeur Charles Morren, ayant expérimenté dans les serres de l'Université de Liège sur une Orchidée-liane provenant d'Amérique du Sud, le Vanillier, découvrit les conditions de la fécondation artificielle des fleurs de cette plante. Il obtint à Liège des fruits mûrs et bien constitués. Cette découverte fit sensation dans le monde scientifique, car elle mettait en évidence le mécanisme, inconnu à l'époque, de la fécondation du Vanillier et elle introduisait la possibilité de produire des gousses de Vanille partout où le Vanillier avait été introduit dans ce but, mais où il n'avait jamais fructifié (dans son pays d'origine, la fécondation en est réalisée par certaines espèces d'oiseaux-mouches). Le procédé de fécondation artificielle du Vanillier fut rapidement répandu dans la pratique et est encore utilisé sans changement aujourd'hui.

Charles Morren édita une revue importante *La Belgique Horticole* qui participa au vaste mouvement d'intérêt botanique, soulevé dès 1834 par les voyages en Amérique du Sud de notre compatriote Van Houtte et correspondant au début de la prospérité de l'horticulture gantoise. Morren a décrit et nommé de nombreuses espèces nouvelles exotiques; il a publié des comptes rendus de voyages et d'exploration dans les pays chauds; il a conduit sa revue jusqu'à un niveau international élevé; les 8 volumes qui ont paru sous sa direction sont aujourd'hui encore consultés par des chercheurs belges ou étrangers.

Le successeur de Ch. Morren, Edouard Morren, son fils, continua la publication de la *Belgique Horticole*; il en édita 27 volumes, de 1859 à 1885 qui tous sont marqués de l'intérêt que son rédacteur a porté tout spécialement au Brésil. Lié d'amitié à l'Empereur du Brésil, Don Pedro, qui vécut à Paris après son abdication, Ed. Morren reçut à Liège des exemplaires vivants d'espèces rapportées de lointaines expéditions dans les forêts. Il rassembla ainsi et étudia l'une

des plus riches collections existant au monde de Broméliacées... Il a également rendu possible des publications d'ensemble pour lesquelles les spécialistes avaient l'obligation de passer par Liège. Cette collection de Broméliacées existe encore, après avoir traversé deux guerres et subi l'explosion d'une bombe qui détruisit entièrement les serres du Jardin Botanique en décembre 1944; elle a été sauvée par le dévouement et la compétence du personnel de notre Jardin et de notre Institut.

Ed. Morren a illustré la chaire de Botanique de l'Université par la valeur de ses travaux de Systématique (surtout Sud-Américaine) et de Physiologie. Sa réputation internationale ainsi que la haute tenue de la *Belgique Horticole* lui valurent d'être le président du premier congrès international de Botanique dont il fut en vérité le promoteur. Son rôle prestigieux à cet égard fut rappelé officiellement aux récents Congrès internationaux de Stockholm en 1950 et de La Haye en 1955.

Aujourd'hui encore, on fait appel aux documents qu'il a laissés dans nos Archives, concernant la flore des pays chauds.

En 1886, le successeur d'Edouard Morren, A. Gravis, poussé par les nécessités de la première organisation des travaux pratiques pour les élèves des Candidatures en Sciences et dirigé aussi par sa spécialité d'anatomiste, abandonna le contact avec la Systématique et l'Horticulture scientifiques. Mais ce contact fut repris lorsque notre collègue H. Lonay reçut mission, en 1928, de créer un cabinet de cultures coloniales dépendant de l'Ecole supérieure des Sciences Commerciales à la Faculté de Droit et fut chargé d'un cours sur la Flore du Congo.

Le professeur H. Lonay accumula une large documentation, jusqu'à sa mort en 1934.

Le Cabinet des Cultures Coloniales fut alors placé sous la direction du professeur R. Bouillenne qui reprit aussi le cours sur la flore du Congo, dans le cadre des leçons du Centre interfacultaire d'études coloniales.

En 1927, succédant au professeur émérite A. Gravis R. Bouillenne introduisit dans les enseignements de Botanique générale, de Physiologie végétale, d'Ecologie et de Géographie botanique dont il fut chargé, divers points de vue directement inspirés par les problèmes biogéographiques, écologiques et agricoles des biotopes intertropicaux du Congo, de l'Amérique du Sud et de l'Extrême-Orient.

Les documents recueillis au cours de divers voyages :

comme membre de la Mission biologique belge au Brésil en 1922-1923, dirigée par J. Massart, professeur de Botanique à l'Université de Bruxelles,

comme advanced Fellow de la C. R. B., puis chargé de Mission (1938 et 1946) à travers les territoires du Cotton Belt des U. S. A., les déserts du Middle West et la région Californienne,

comme chargé de Mission d'un an aux Indes Néerlandaises par le Ministère des Colonies (1931);

enfin, au cours de voyages au Congo belge (1950-1951 et 1953), ont largement contribué à l'orientation des enseignements de Botanique dont il est responsable à l'Université de Liège.

Il existe deux aspects dans l'intérêt que l'on peut porter à la Botanique des pays chauds :

D'une part, on peut porter son attention sur l'étude de la couverture végétale spontanée et des composants de la flore; rechercher les lois des groupements phytosociologiques; les facteurs écologiques de leur stabilisation; l'examen du sens de leur évolution. L'intérêt de cette partie de la Botanique est pour l'homme d'une importance capitale; la régression à peu près générale des faciès naturels a mis en évidence, et de toutes parts, le rôle primordial de la végétation spontanée dans le maintien de la structure des sols, des caractères climatiques et de l'hydrologie régionale.

D'autre part, il y a l'étude des productions végétales en tant que facteurs d'alimentation, d'exploitation et de richesse. Qu'il s'agisse d'agriculture vivrière (riz, manioc, maïs, etc...) ou industrielle (caoutchouc, thé, cacao, coton) ou encore d'exploitation forestière, les plantes occupent des mains innombrables. Il faut bien se rendre compte qu'au Congo comme partout dans le monde, les conditions de vie des plantes, le succès de leur croissance, la distribution de leurs produits sur les marchés mondiaux, règlent le niveau de vie des groupements humains, aussi bien des indigènes que des populations à standing industriel élevé.

Par conséquent, tout ce qui touche à une meilleure connaissance des lois de la vie des végétaux est intéressant au plus haut point et doit faire l'objet de recherches intelligentes en vue de l'amélioration des rendements; il est d'autant plus urgent que les spécialistes s'attachent à ces problèmes que les surfaces cultivées ne peuvent être accrues indéfiniment aux dépens des territoires occupés par une couverture végétale spontanée dont le rôle est directement lié au maintien en équilibre des sols et des climats.

Dans le cadre de ces deux tendances scientifiques de la Botanique, quel est l'apport de l'Université de Liège, depuis 1927?

1. — Protection de la nature sous les Tropiques

Au cours de voyages dans les pays tropicaux nous avons été impressionnés par la vitesse avec laquelle les faciès naturels des contrées intertropicales se dégradent et par l'étendue actuelle de ce phénomène, résultat de la mise en œuvre récente de moyens mécaniques puissants.

La réalité dramatique de cette régression nous est apparue de manière frappante en raison de la comparaison que nous avons pu faire entre des territoires non altérés (comme l'Amazonie dont

certaines faciès sont encore aujourd'hui à l'état précolombien) et des territoires ayant subi l'occupation, l'exploitation humaines par le défrichement, la culture, la pâture et ayant été abandonnés après une stérilisation complète du sol. Se rend-on compte de la gravité de cette seule constatation : le désert du Sahara avance annuellement d'environ 20 km vers le sud ? Sait-on qu'au Congo, dans un seul district à coton, 30.000 km. de sol ont été stérilisés en six ans ; que dans le monde, environ 8 millions d'hectares de terre arables sont détruits annuellement et que, sur un sol qui n'est pas extensible, la population augmente quotidiennement de soixante mille bouches à nourrir ?

Aussi l'obligation, dans laquelle se trouve l'homme moderne, de parer aux effets d'une telle destruction de la Nature et tout spécialement de la couverture végétale s'est imposée très tôt dans notre esprit et a orienté une partie de nos activités.

De cette préoccupation politique relèvent :

en Belgique : la création de la Station scientifique de l'Université de Liège au Mont Rigi (Baraque Michel) (1924), la position prise en faveur de la création d'un parc national des Hautes Fagnes et la fondation du groupement « Ardenne et Gaume » ;

en Afrique : la participation active au Comité de Direction de l'Institut des Parcs Nationaux du Congo belge depuis sa fondation en 1934.

Cet Institut a créé quatre grands Parcs Nationaux qui assurent la protection de la Flore et de la Faune dans des régions particulièrement intéressantes au Congo belge. Il gère aujourd'hui le Parc National Albert, ceux de la Garamba et de la Kagera qui représentent au total une aire de protection d'environ 1.373.000 hectares.

Le Parc National Albert qui englobe la plaine giboyeuse du Lac Edouard, une grande partie des volcans du Kivu et qui couvre les flancs ouest jusqu'au sommet du Ruwenzori, comprend un ensemble de végétation extrêmement intéressant et varié.

La Garamba, aux frontières du Soudan, contient la flore caractéristique des savanes du Nord du Congo, le parc de la Kagera, les éléments appartenant au domaine de la vallée du Nil et enfin, le plus récent, le Parc National de l'Upemba (de 1.173.000 hect.) s'intéresse aux grands marécages du Nord du Katanga.

Nombreux étaient les problèmes de première installation : difficultés juridiques vis-à-vis des droits indigènes ; complications territoriales en rapport avec la fixation des limites les plus adaptées à la topographie et appropriées à la surveillance ; considération des facteurs biologiques en vue d'assurer la conservation des espèces vivantes, de maintenir l'équilibre entre la végétation et la faune. Ils étaient en même temps psychologiques : établissement d'une jurisprudence dans la politique de protection des territoires réservés ; cette politique, étant nouvelle, a rencontré l'incompréhension et,

disons-le, l'hostilité de la part de tous ceux qui se croyaient lésés par elle.

Aujourd'hui, la plupart de ces problèmes ont trouvé une solution; la raison d'être des Parcs Nationaux, leur contribution au progrès des connaissances ainsi qu'à l'enrichissement du sentiment de respect pour la nature chez l'homme sont très généralement approuvées; les techniques belges dans l'administration de territoires protégés sont internationalement citées en exemple. Enfin, et c'est le principal, l'étude scientifique de ces régions libres de toute influence humaine se poursuit systématiquement, avec constance et fermeté; des missions de botanistes, de zoologistes, de géologues, de vulcanologues ont parcouru les Parcs Nationaux et on rapporté une impressionnante moisson de faits nouveaux.

2. — Taches d'enseignement et de documentation du Cabinet des Cultures coloniales

L'institut de Botanique a été amené à s'associer aux travaux de recherches et à l'administration de l'Institut National pour l'étude Agronomique du Congo Belge (I. N. E. A. C.). L'Université de Liège a été représentée au Conseil d'Administration de cette institution, depuis sa fondation en 1933.

Dans les Indes Néerlandaises, nous avons pu nous rendre compte, vers 1930, de l'excellence du réseau des stations scientifiques établies par les Hollandais. Les résultats expérimentaux de ces stations de recherches servaient de base à la politique agricole du gouvernement non seulement en matière de plantés vivrières au bénéfice des indigènes, mais aussi dans le cas des grandes cultures industrielles privées.

Le Congo doit pouvoir disposer d'un personnel scientifique adéquat : agronomes, licenciés ou docteurs en sciences, au courant, des méthodes de recherches à entreprendre, sachant travailler seuls pouvant être orientés soit vers les applications et la technique, soit vers des travaux plus spéculatifs, visant à la solution de problèmes plus vastes, d'intérêt peut-être moins immédiat, mais extrêmement importants pour l'avenir du Congo. C'est pourquoi dans ce domaine, on s'est attaché, à Liège, à mettre au point des plans d'expériences, des appareillages, des techniques susceptibles de préparer nos licenciés et nos docteurs à l'étude des problèmes posés par la végétation du Congo. Géographie botanique, écologie expérimentale, physiologie végétale, biochimie des plantes sont enseignées avec la préoccupation d'établir des programmes de recherches à la fois sur les végétations naturelles et sur les plantes économiques ou utiles.

3. — Recherches de Science pure

Les besoins scientifiques du Congo ont progressivement évolué et, vers 1945-46, il a fallu concevoir l'installation sur place, à côté des stations agronomiques et des Centres médicaux, des

laboratoires qui pourraient fonctionner comme des centres de recherches de caractère universitaire, (enseignement non compris) dans les diverses branches importantes des Sciences Naturelles et des Sciences de l'Homme. Ces laboratoires devaient être construits dans l'un ou l'autre territoire caractéristique; leur organisation devait s'inspirer de celle des stations de biologie marine, qui, depuis longtemps, ont fait la preuve de leur utilité.

Il était question de biologie lacustre au bord du lac Tanganyka, de biologie continentale et forestière dans la cuvette congolaise, de biochimie de la nutrition, de physique du rayonnement solaire (observations en conditions équatoriales) d'ethnographie, de linguistique indigène. Un groupe de quelques universitaires s'est spontanément formé dans le but de proposer au Ministre des Colonies un projet de constitution au Congo d'une telle Institution de Recherches. Associé à ce projet, nous avons participé aux efforts qui, après plusieurs années, ont rencontré l'adhésion de M. P. de Bruyne, alors Ministre des Colonies.

Grâce à lui, le Statut pour un « Institut de Recherches scientifiques en Afrique Centrale » prit corps et un décret datant du 1^{er} juillet 1947, sous le Ministère de M. P. Wigny, a définitivement constitué l'I. R. S. A. C. M. P. de Bruyne a assuré la Présidence du Conseil d'Administration; le docteur Van den Berghe, la Direction scientifique et Administrative au Congo; les professeurs Lefraye et Bouillenne de Liège ont fait partie du premier Comité de Direction: font partie de ce même comité actuellement les professeurs Campus et Bouillenne.

Une extraordinaire activité a suivi l'heureuse décision du Ministre. Simultanément des investissements pour la construction de laboratoires et de logements ont été décidés. Des subsides pour recherches dans divers domaines ont été accordés. Un grand laboratoire fut aménagé à Uvira aux bords du lac Tanganyka.

Ensuite furent édifiés: une Station de recherches ethnographiques et linguistiques à Astrida (Ruanda-Urundi), un vaste Centre à Lwiro (Kivu), spécialement monté pour les travaux de physique générale, de géophysique, de rayonnement, où on étudie aussi certains problèmes de nutrition, de chimie biologique, de biologie zoologique et botanique. Ce Centre comporte aussi les services de l'Administration centrale de l'I. R. S. A. C. et la Bibliothèque. Il est adossé à la grande réserve naturelle couvrant les flancs du volcan Kahusi (3000 m d'altitude). Enfin, un Centre consacré à l'Ecologie forestière de la région équatoriale et à l'Hydrologie est en voie d'achèvement au bord du lac Tumba, près de Bikoro (Coquilhatville). Dans l'ensemble la période des constructions de l'I. R. S. A. C. est pratiquement terminée; les chefs de Centre, le personnel et des chargés de mission sont sur place; le travail scientifique s'organise sur des bases et avec des moyens analogues à ceux de l'Europe.

4. — Au retour d'un voyage, réalisé au Congo en 1950, à la demande de l'I. R. S. A. C. nous avions rapporté l'impression que l'évolution rapide du Congo nécessitait la présence d'un supplément d'hommes de bonne volonté et que, comme la Hollande l'a expérimenté naguère dans les Indes néerlandaises, le besoin de spécialistes était particulièrement évident. De tels hommes sont nombreux déjà et parmi eux plusieurs sont diplômés de notre Université; un grand nombre ont eu une longue carrière coloniale; mais ce sont des « anciens »; il y a relativement peu de jeunes. Notre Université commettrait-elle le péché d'absence alors que nos techniciens, nos ingénieurs, par exemple, ont si largement participé aux efforts des pionniers et que, par ailleurs, les autres Universités belges manifestent une activité coloniale considérable en envoyant chaque année diverses missions? Notre situation nous paraissait à l'époque d'autant plus défavorable :

1) que les plans décennaux du Congo belge et du Ruanda-Urundi envisageaient l'engagement d'un nombreux personnel scientifique, exigences auxquelles faisaient face d'autres établissements d'enseignement supérieur;

2) que le recrutement de licenciés, docteurs, ingénieurs pour les organismes du Congo était rendu difficile.

La raison de cet état de choses nous paraissait devoir être trouvée dans le fait que ceux qui s'intéressaient aux problèmes africains dans le cadre de l'Université de Liège étaient peu nombreux et que, dès lors, nos étudiants, pépinières de spécialistes coloniaux, ne trouvaient guère les circonstances favorables à leur orientation vers la Colonie. Dans ces conditions, si l'Université de Liège voulait tenir place honorable en Afrique, par ses diplômés, elle avait l'obligation de préparer de nombreux élèves, qui pourraient répondre à l'appel du recrutement scientifique, nécessaire à l'organisation de notre territoire d'outre-mer.

Dès lors, le 23 octobre 1952, il fut proposé à M. le recteur Campus, président du Patrimoine de l'Université, de consacrer annuellement une somme suffisante pour subsidier un séjour d'études en Afrique de membres du personnel enseignant de notre Université, ainsi que d'étudiants déjà avancés dans leurs études. Combien agréable et reconfortante fut cette entrevue, au cours de laquelle le Recteur marqua son accord sur le bien-fondé et l'urgence de cette proposition. Celle-ci fut confirmée officiellement par une lettre aux membres de la Commission Administrative du Patrimoine universitaire, en date du 12 novembre 1952. Elle avait reçu l'adhésion enthousiaste de M. Dubuisson, représentant de la Faculté des Sciences auprès du Patrimoine, de M. Legraye, président du Centre Interfacultaire d'Etudes coloniales et de nos collègues : MM. O. Tulippe et H. Damas.

En mars 1953, la Commission administrative du Patrimoine décida la création de mandats coloniaux et élaborait un règlement

relatif à l'attribution de ceux-ci. Ces mandats coloniaux permettent le voyage au Congo et au Ruanda-Urundi de membres du corps professoral et du personnel scientifique de notre Université, afin qu'ils puissent se rendre compte des débouchés possibles pour leurs étudiants, et aussi afin de pouvoir amorcer dans leurs laboratoires et leurs séminaires, des recherches favorables tant au développement de l'action de l'Université de Liège en Afrique qu'à l'orientation des étudiants vers les carrières coloniales.

Parmi les premiers bénéficiaires des mandats coloniaux du Patrimoine on trouve :

en 1953, R. Bouillenne, son assistant, P. Deuse, et C. Cheuvart, élève de 1^{re} Licence en Botanique (ce dernier ayant obtenu une bourse décernée par la Commission permanente des Transports au Congo belge). Ces trois personnes séjournèrent environ 4 mois en Afrique; elles se consacrèrent à certains problèmes d'écologie végétale dans la région forestière équatoriale du lac Tumba (Centre I. R. S. A. C. de Mabali); elles étudièrent au Kivu, à l'altitude de 2300 m, de curieuses tourbières dont l'une a une épaisseur de plus de 40 m; elles visitèrent ensuite le Parc National Albert, la Station I. R. S. A. C. d'Hydrobiologie à Uvira, le Centre I. R. S. A. C. d'Astrida ainsi que la Station principale de l'I. N. E. A. C. à Yangambi.

Les diplômés de l'Institut de Botanique de l'Université de Liège et la Colonie

Afin d'orienter ceux qui désireraient savoir à quelles situations peuvent mener des études de Biologie végétale, nous allons citer quelques exemples :

R. Delarge, docteur en Botanique 1939, nommé assistant de la Section de Physiologie végétale à Yangambi (I. N. E. A. C.), mobilisé par la guerre et mort au champ d'honneur en 1940;

P. Prévot, docteur en Botanique 1932, chef de travaux à l'Institut de Botanique, est devenu le spécialiste de la Physiologie de l'Arachide et du Palmier à huile; il est actuellement chef des recherches scientifiques à l'Institut de Recherches pour les Huiles et Oléagineux de Paris (I. R. H. O.); il se rend chaque année au Sénégal, en Afrique équatoriale française où sont installés les principaux Centres de Recherches de l'I. R. H. O.

F. Demaret, docteur en Botanique 1935, assistant au Jardin Botanique de l'État à Bruxelles, puis conservateur en chef, spécialiste, de réputation internationale, de la Systématique des Bryophytes; a accompli plusieurs missions en Afrique belge.

J. Moureau, docteur en Botanique 1939, assistant à la Station I. N. E. A. C. du Coton à Bambesa, puis chef de laboratoire de Phytopathologie à Yangambi, actuellement chef du Centre I. R. S. A. C. de Mabali.

— 23 —

G. Troupin, licencié en Botanique 1945, assistant puis chef de Laboratoire au Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles; a effectué une longue mission pour l'Institut des Parcs Nationaux dans le Parc National de la Garamba aux frontières du Soudan; est devenu un spécialiste renommé de la flore africaine; est désigné actuellement comme chargé de mission I. R. S. A. C. dans le Kivu, afin d'étudier la flore de l'Est du Congo et de participer aux recherches sur les médicaments indigènes.

P. Douse, licencié en Botanique 1942, assistant à l'Institut de Botanique, orienté vers l'Ecologie végétale et la Géographie botanique; a bénéficié des échanges culturels franco-belges dans le cadre desquels il a séjourné un an à l'Université de Montpellier; a obtenu l'un des premiers mandats coloniaux du Patrimoine de l'Université (voir ci-dessus); est actuellement chargé de mission I. R. S. A. C., attaché au Centre de Mabali à l'étude des « esobe », sortes de savanes édaphiques en bordure du lac Tumba.

J. Petit, licencié en Botanique 1953, désigné, après son service militaire, comme assistant à la section de Physiologie de la Station I. N. E. A. C. à Yangambi.

C. Cheuvart, licencié en Botanique 1954, élève-assistant à l'Institut de Botanique; a séjourné en Afrique en 1953; puis assistant à l'Institut de Botanique; accomplit actuellement son service militaire; se destine à une carrière coloniale.

Quels sont les débouchés qu'offre l'Afrique aux diplômés en Sciences botaniques ?

Les activités fondamentales dévolues aux Européens dans l'organisation des territoires d'outre-mer et dans l'amélioration du bien-être indigène sont principalement orientées dans deux directions :

- 1) l'exploitation des richesses minières;
- 2) l'installation d'une agriculture scientifique, destinée à la production soit, de plantes vivrières, soit de plantes industrielles. A cet égard, l'agriculture ne le cède en rien comme importance et comme intérêt aux problèmes de l'extraction minière.

Elle a comme premier but de fixer l'indigène et de le nourrir sur place; elle doit maintenant plus que jamais faire appel à des spécialistes en agronomie et en biologie végétales. On ne peut plus se permettre maintenant les fautes d'exploitation forestière ou agricole qui ont abouti à la stérilisation définitive de milliers d'hectares et qui, si l'on continuait, feraient du Congo une terre morte. (*Voir Afrique, Terre qui meurt*, par J. P. HARROY).

C'est pourquoi toutes les Institutions chargées à des degrés divers des responsabilités agricoles et forestières au Congo belge engagent et engageront évidemment des agronomes, mais aussi

des biologistes. Ce sont principalement : l'I. N. E. A. C., les services d'Agriculture du Gouvernement général et des Gouvernements provinciaux, les Services forestiers de la Colonie, les Services d'Hydrologie et de Pédologie, les Services multiples dans lesquels sont étudiés la valorisation des produits indigènes ou les rendements des plantations industrielles (thé, café, caoutchouc, etc.).

La défense des cultures contre les multiples agents de destruction phytopathologique, la protection contre les mauvaises pratiques culturales, les défrichements excessifs, les déséquilibres des sols, la disparition ou la modification des microflores utiles, exigent la présence de biologistes qui soient au courant des réactions de la vie végétale.

La connaissance de la couverture végétale spontanée, sa composition, son origine, les lois de son évolution, les conditions de son maintien, nécessitent la collaboration et la compétence de spécialistes en Phytosociologie, en Floristique et en Ecologie végétale, voire en Physiologie. Ils trouveront dans les laboratoires de recherches de l'I. R. S. A. C., entre autres les moyens de travail efficaces.

R. BOUILLENNE,
Professeur à l'Université.
